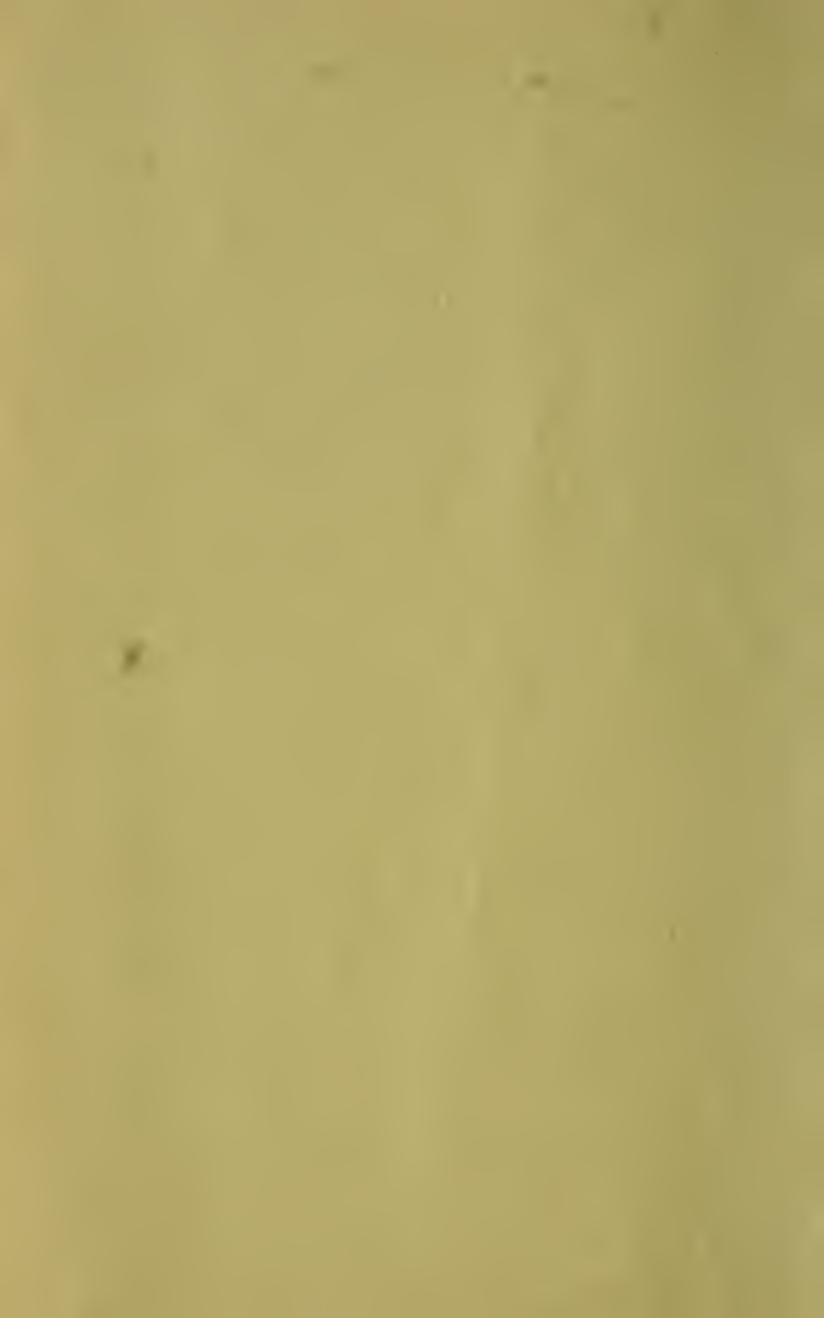



NORTHEASTERN UNIVERSITY
LVX
VERITAS
VIRTVS
FOUNDED A.D. 1898
BOSTON, MASSACHUSETTS







Sammlung Göschen

Zellenlehre und Anatomie der Pflanzen

Von

Dr. H. Miehe
o. Professor an der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin

Mit 79 Abbildungen

Durchgesehener Neudruck



Berlin und Leipzig
Vereinigung wissenschaftlicher Verleger
Walter de Gruyter & Co.
vormals G. J. Göschen'sche Verlagshandlung — J. Guttentag, Verlagsbuchhandlung — Georg Reimer — Karl J. Trübner — Veit & Comp.
1921

Plattendruck der Vereinigung wissenschaftlicher Verleger
Walter de Gruyter & Co. Berlin W. 10

Printed in Germany

Inhalt.

A. Die Zellenlehre.

a) Die Zelle.

Der Körper der höheren Pflanzen ist aus kleinsten Teilen zusammengesetzt, welche letzte mit einem gewissen Grad von Selbständigkeit begabte und nach einem einheitlichen Plan gebaute Elemente darstellen. Ebenso wie das Leben der Pflanze nichts anderes ist als das einheitliche Zusammenwirken solcher als Zellen oder Protoplasten bezeichneter Einheiten, so ist auch die Form und innere Struktur der Pflanze mit dem Wachstum, der Teilung, der Anordnung und spezifischen Ausgestaltung der Zellen aufs engste verknüpft. Die niedersten Pflanzen bestehen nur aus einer einzigen Zelle; ihre Form, innere Bauart und physiologische Leistung macht somit die gesamte Morphologie, Anatomie und Physiologie dieser Einzelligen aus. Doch ist durch die Entdeckung der Tatsache, daß im vielzelligen Organismus die Zellen durch Fortsätze in direktem Zusammenhang stehen, der prinzipielle Unterschied zwischen einzelligen und vielzelligen Pflanzen verwischt worden. Auch der vielzellige Organismus ist eine einheitliche Plasmamasse, welche bei der Entwicklung und allen Lebensäußerungen einheitlich arbeitet und reagiert. Er stellt nur eine Modifikation, und zwar eine höhere, insofern dar, als sich seine Plasmamasse gekammert hat, woraus sich dann ganz bestimmte Vorteile ergaben. Für die Betrachtungsweise der deskriptiven Anatomie ist dies jedoch gleichgültig, für sie bleibt die Zelle das letzte Bauelement.

Im typischen Falle besteht eine pflanzliche Zelle aus dem Protoplasma, dem Zellsaft und der Zellwand.

Nur der erste Bestandteil, das Protoplasma lebt; es ist diejenige Substanz, an der sich in erster Linie die Lebenserscheinungen abspielen, wenn auch der Zellsaft und die Membran nicht gleichgültig sind. Überhaupt ist eben die Gesamtheit aller die Zelle zusammensetzender Teile zur Ausübung der mannigfachen Funktionen der Zelle notwendig. Gleichwohl haben wir aber, wie gesagt, das Protoplasma als den Lebensträger anzusehen. Daneben kommen als Materialien für den Stoffwechsel und als Ausscheidungen mannigfacher Art leblose Substanzen vor, als gelöste Salze und andere Nährstoffe, Assimilationsprodukte (Stärke, Zucker, Fette, Proteinstoffe) Exkrete (Kristalle, Gerbstoffe usw.) Gerüststoffe (Zellulose, Chitin, Pektin, Schleim), welche entweder im Plasma enthalten, oft von besonderen Organen gebildet oder im Zellsaft resp. in den Vakuolen gelöst oder auskristallisiert sind, oder aber von der Zelle ausgeschieden werden. Abgeschieden wird z. B. die Wandsubstanz, welche die Zellmembran zusammensetzt. Mit wenigen Ausnahmen besitzen sämtliche pflanzliche Protoplasten im Unterschied von den tierischen eine feste Membran.

Im Zelleib kann man besondere Organe von der Grundmasse unterscheiden.

Die Grundmasse heißt das Zellplasma oder Zytoplasma (Fig. 1). Es stellt eine helle, schleimig-wässrige, also kolloïde Substanz dar, in welcher kleine Körnchen von Mikronen- bis Ultramikronengröße verteilt sind. Die klare Grundmasse bezeichnet man auch wohl als Hyaloplasma, während man die Gesamtheit der Körnchen oder Mikrosomen unter dem Namen Körnerplasma zusammenfaßt. Die Mikrosomen haben sicher verschiedene Bedeutung, stellen teils Reservestoffe, teils Assimilate, teils besondere Organe dar. Genaueres weiß man nicht über sie. Wenn die Menge der

Körnchen groß ist, erscheint das Zytoplasma grau und undurchsichtig.

Was die chemische Zusammensetzung des Zytoplasmas anlangt, so stellt es wahrscheinlich ein sehr kompliziertes Gemisch verschiedener Eiweißstoffe dar, neben dem wieder verschiedenartige andere Stoffe vorkommen können. Das Ganze ist reichlich mit Wasser durchtränkt. Nur im wasserdurchtränkten Zustand vermag das Zytoplasma Lebensäußerungen zu zeigen; verliert es das Wasser durch Eintrocknen, so geht es entweder zugrunde oder es verfällt in einen Starrezustand. In solchem Zustand befindet es sich z. B. in den Pflanzenteilen, die der Vermehrung dienen, vor allem in den Samen. Es ist hart, hornig und lebt erst wieder auf, wenn der Same Wasser aufnimmt. Das Zytoplasma reagiert gewöhnlich alkalisch. Im Leben ist von dem feineren Bau des Zytoplasmas sehr wenig Sicheres zu beobachten. Man kann nur unter günstigen Bedingungen eine äußere Begrenzung des Zytoplasmas wahrnehmen, eine helle körnerfreie, nach in-

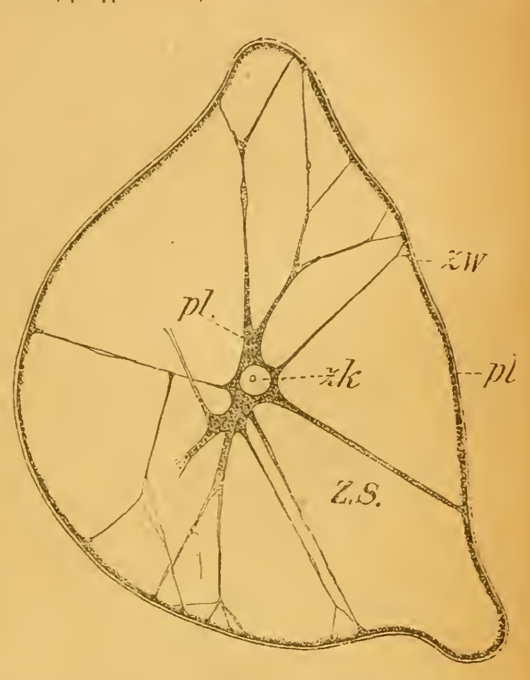


Fig. 1. Eine Zelle aus dem Fruchtfleisch von Symphoricarpus racemosus. ZW Zellwand, pl Plasma, Z.S. Zellsaft, zk Zellkern.

nen allmählich in das gewöhnliche Plasma übergehende Zone, die Hautschicht, die aber eine hohe Kontraktilität besitzt und eigentlich kaum als eine richtige Haut zu betrachten ist. Sie tritt etwas besser dann hervor, wenn man den Protoplasten durch plasmolysierende Mittel zur Kontraktion bringt und ihn von der Zellmembran loslöst. Als diejenige Schicht des Plasmas, welche mit der Außenwelt zuerst in Berührung kommt, spielt die Hautschicht eine wichtige Rolle bei der Aufnahme und Ausgabe der Stoffe, indem sie je nach Umständen und Bedürfnissen, als eine Art selbstregulatorischen Ultrafilters darüber entscheidet, was in die Zelle hinein — resp. was aus ihr herausgehen soll. Da sie ferner die einzige Zone ist, welche nicht durch Plasmaströmungen verändert wird, also immer dieselbe Lage einnimmt, schreibt man ihr auch eine Bedeutung bei dem Geotropismus der Pflanze zu. Sie soll die Lage empfinden können.

Welchen Bau das übrige Zytoplasma besitzt, ob es eine fädige, schaumige, körnige oder eine aus allen drei Elementen bestehende Struktur besitzt, ist nicht sicher. Nur bei der Zellteilung treten auffallende Strukturen im Plasma auf, die allerdings auch wieder im Leben viel weniger gut als an fixierten und gefärbten Präparaten zu erkennen sind.

Ganz junge Zellen, wie sie sich z. B. an den Vegetationspunkten befinden, bestehen ganz aus einer kontinuierlichen Plasmamasse. Später, bei zunehmendem Alter, treten jedoch Lücken im Plasma auf, welche mit Flüssigkeit gefüllt sind und die man als Vakuolen bezeichnet. Ursprünglich klein und getrennt von einander liegend, können sie später zu einer einzigen großen zentralen Vakuole verschmelzen, und indem sich diese bei fortschreitendem Wachstum der Zelle noch weiter ausdehnt, wird das Zytoplasma selber zu einem sehr dünnwandigen Bläschen aufgetrieben, dessen Substanz kaum noch deutlich mikroskopisch wahrgenommen werden kann. Die

Zelle scheint dann ganz von Zellsaft gebildet zu sein, doch läßt die Plasmolyse sofort den richtigen Sachverhalt erkennen. Bei anderen Zellen ist der zentrale Saftraum von Lamellen, Fäden, Strängen durchsetzt, wie besonders in Haarzellen. In den Spitzenzellen der Alge Sphacelaria hat das Plasma einen ganz ausgeprägt schaumigen Bau.

Der Zellsaft, der sauer reagiert, stellt eine Lösung sehr verschiedenartiger Stoffe dar; es finden sich Salze, Zuckerarten, organische Säuren usw. Alle die Kristalloide des Zellsaftes haben eine große Bedeutung für das Leben der Pflanze, indem sie eine wesentliche Bedingung für das Zustandekommen des osmotischen Druckes darstellen. Oft finden sich Farbstoffe im Zellsaft gelöst, sowie andere Stoffe abgelagert. Sehr selten kommen von Gas erfüllte Vakuolen vor, so bei etlichen blaugrünen Algen, die dadurch befähigt werden, an die Oberfläche des Wassers emporzusteigen. Eine typische pflanzliche Zelle stellt ein aus plasmatischer Masse bestehendes, zartes Bläschen dar, das von einer wässrige Flüssigkeit erfüllt und fest in das Gehäuse, die Zellkammer, eingepreßt ist.

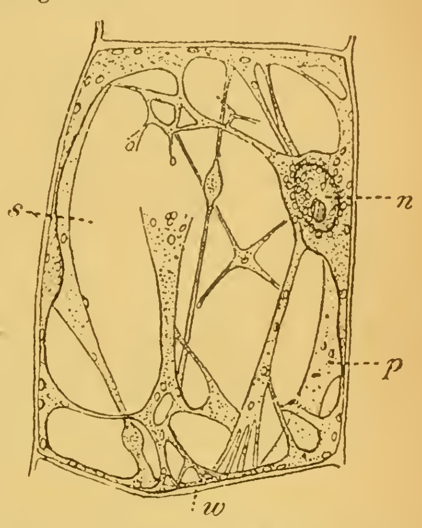


Fig. 2. Haarzellen von Momordica elaterium. p Plasma, s Saftraum, n Zellkern, von Leukoplasten umgeben.

Entsprechend seiner Flüssigkeitsnatur ist das Plasma nicht starr, sondern durch leichte Verschiebbarkeit seiner Teile ausgezeichnet. So ist eine langsame Lageveränderung seiner Or=

gane, des Kernes und der Chromatophoren, sehr oft zu beobachten; auch an den kleinsten Einschlüssen im Plasma erkennt man, daß sie in fortwährender Gleitbewegung begriffen sind und daß auch die Form und Anordnung der den Zellsaftraum durchsetzenden Fäden und Bänder da, wo solche vorhanden sind, sich langsam ändern kann. In manchen Fällen sind diese Bewegungserscheinungen besonders auffallend, so z. B. in den Haarzellen an Tradescantia, Momordica (Fig. 2), Bryonia. Man sieht hier, wie in den Strängen und Bändern des schaumig-fädig verteilten Zytoplasma eine ununterbrochene Strömung herrscht. Dabei verändert sich die Form und Lage der Stränge fortdauernd, hier wird ein Strang eingezogen, dort ein neuer abgespalten. Auch das wandständige Plasma nimmt an der Strömung teil. Sie setzt sich aus verschiedenen kleinen Stromsystemen zusammen, die verschiedene Richtung haben; oft sieht man in einem und demselben Strange zwei Ströme in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Dieser als Zirkulation bezeichneten Bewegungsart steht eine andere gegenüber, die man z. B. in den langen Internodialzellen von Nitella und in den Wurzelhaaren von Wasserpflanzen (z. B. von Trianea bogotensis) antrifft. Hier läuft das Plasma immer nur in einem Strom an den Wänden entlang. Die gleiche



Fig. 3. Zellen aus dem Blattparenchym von Valisneria spiralis. Das der Wand anliegende Plasma rotiert in der Richtung der Pfeile und schleppt Zellkern (zk) und Chlorophyllkörner (chl) mit. Die Strecke zwischen den Sternen wurde in 30 Sekunden zurückgelegt.

als **Rotation** bezeichnete Bewegungsart kommt auch in den Zellen verschiedener Wasserpflanzen vor (Fig. 3), doch ist sie hier, wenigstens in dieser Stärke, nicht normal, sondern tritt nur nach Verwundung ein. Dementsprechend bemerkt man an dem mit dem Rasiermesser hergestellten Flächenschnitt durch die Blattlamina von Valisneria spiralis erst einige Zeit nach Herstellung des Präparates die Strömung; bei Helodea canadensis ist sie sehr schön an den intakten Blättchen zu beobachten, die man vom Stengel losgetrennt hat und etliche Stunden im Wasser hat liegen lassen. Bei Valisneria, Helodea usw. wird die Strömung besonders auffallend durch das Gleiten des Zellkernes und der Chlorophyllkörner, welche hintereinander oder zu kleinen Klumpen vereinigt an der Wand entlangkreisen. Doch bewegen sich diese Gebilde ebensowenig wie in den Haaren die feineren Körnchen selber, sondern sie werden passiv mitgeschleppt durch das Plasma, welches als die eigentliche Bewegungsursache anzusehen ist. Die äußerste Schicht des Plasmas, die Hautschicht verharrt in Ruhe. Die Geschwindigkeit der Bewegung ist einmal je nach dem Objekt verschieden, ändert sich aber auch unter der Einwirkung äußerer Bedingungen. Sie steigt mit zunehmender Temperatur und ist auch vom Sauerstoff abhängig im allgemeinen. Geringe Mengen Äther wirken stark beschleunigend, größere hingegen hemmend.

Ganz anderer Natur ist die Strömung, welche in den Hyphen der Mukorineen vorkommt. Hier flutet das Plasma mit ziemlich großer Geschwindigkeit hin und her. Diese als **Fluktuation** bezeichnete Bewegung ist durch lokale Wasserverdunstung bedingt. Das auffallende Fließen, welches das Plasma der Plasmodien der Schleimpilze zeigt, hängt mit der Bewegung dieser nackten Massen zusammen. Nach Art der Amöben bilden sich Ausstülpungen, in die das Plasma nachströmt, und auf die Weise gleitet der Organismus, sich

netzartig verteilend, auf der festen Unterlage vorwärts. Ebenfalls mit der Ortsbewegung im Zusammenhang steht die Plasmaströmung im Innern der Kieselalgen (Diatomeen).



Fig. 4. Prokambiumzelle von Equisetum Telmateja mit langen Fortsätzen.

Als Fortsätze des Zytoplasmas haben wir die dünnen, fädigen Organe zu betrachten, mit deren Hilfe sich niedere Algen, Bakterien und Schwärmsporen resp. Gameten von Algen und Pilzen, sowie die Spermatozoen der Moose und Farne im Wasser bewegen. Man bezeichnet sie als Geißeln (oder Zilien).

Unter den im Zytoplasma befindlichen Organen ist der Zellkern (Figg. 1, 2, 3) das wichtigste. Seine Anwesenheit ist für die normale Lebenstätigkeit der Zelle unerläßlich.

Er ist scharf gegen das Plasma abgesetzt und unterscheidet sich von diesem durch dichtere Struktur, weshalb er auch durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen auffällt. Doch ist seine Konsistenz immer noch weich, so daß er leicht deformiert werden kann. Seine Form ist verschieden. In jungen Zellen gewöhnlich kuglig, nimmt er in älteren Zellen sehr oft Scheibenform an, oder aber er ist lang gestreckt, wie z. B. in den langgestreckten Zellen der Prokambiumstränge. Außerdem kommen ganz unregelmäßige Formen vor. Gelegentlich kann man feine Fortsätze wahrnehmen (Fig. 4), welche, gleichsam aus dem Kern herausgesponnen, in dem Plasma verlaufen und auch an die Hautschicht ansetzen können; so daß der Kern wie suspendiert erscheint. Seine Lage innerhalb der Zelle ist verschieden, gewöhnlich liegt er in der Mitte, besonders in plasmareichen Zellen. Stets aber ist er von Zytoplasma um-

geben. In Zellen, deren Zytoplasma nur einen wandständigen Sack darstellt, liegt er an beliebiger Stelle in dem Wandbelag. Der Kern kann seine Lage in der Zelle verändern. Besonders auffallend wandert er in der Nachbarschaft von Wunden, hier rücken alle Kerne an die der Wunde zugekehrten Zellflanken bis in eine gewisse Entfernung von der Wunde.

Von der Struktur des Kernes ist am lebenden Objekt etwas mehr zu beobachten als von der des Zytoplasma. Man sieht, daß er gegen das Plasma durch eine deutliche, dünne Hülle, die Kernmembran, abgegrenzt ist. Das Innere ist von einer feinkörnigen Masse erfüllt, in welcher einige größere stark lichtbrechende Klumpen auffallen. Diese werden Kernkörperchen oder Nukleolen genannt. Nach Zusatz von Jod treten diese Bestandteile unter intensiver Gelbfärbung noch deutlicher hervor; doch lassen sich weitere Einzelheiten erst nach Fixierung und Färbung mit Kernfarbstoffen erkennen. In solchen Präparaten ist der Kern intensiver gefärbt, da die Körnchen, welche die Kernhöhle erfüllen, den Farbstoff sehr begierig aufnehmen. Man bezeichnet diese stark färbbare Substanz deswegen als Chromatin. Zuweilen, besonders an inhaltsarmen Kernen, läßt sich erkennen, daß das Chromatin sich auf einem feinen, wabigen oder netzartigen Gerüstwerk verteilt, das selber weniger stark gefärbt ist und mit dem Namen Linin belegt wird. Chemisch unterscheiden sich die Zellkerne von dem Zytoplasma durch ihren bedeutenden Gehalt an Nukleinen (phosphorhaltigen, durch Pepsin-Salzsäure nicht verdaubaren Körpern).

Ob Bakterien und Blaualgen Zellkerne besitzen, ist nicht ganz sicher, bei jenen werden kleine Körnchen als Kerne gedeutet, bei diesen soll der sogen. „Zentralkörper" die Stelle eines Zellkerns vertreten (s. S. 14). Bei höheren Pflanzen liegt gewöhnlich nur ein Zellkern in jeder Zelle. Eine Ausnahme machen

nur Markzellen, junge Bastzellen, Tapetenzellen, die mehrere Kerne enthalten können, und vor allem die Milchzellen und -gefäße, die eine große Zahl Kerne aufweisen. Bei niederen Pflanzen sind vielkernige Zellen häufiger. Allgemein finden sie sich bei den Schlauchalgen (Siphonocladiales und Siphonales, z. B. bei Cladophora und Vaucheria), auch bei manchen Pilzen (z. B. den Phykomyzeten), während andere regelmäßig zwei Zellkerne in den Hyphenzellen besitzen (z. B. die Basidiomyzeten). Bei den Charazeen enthalten die langen Internodialzellen viele Kerne, während die übrigen Zellen einkernig sind.

Die Größe der Kerne schwankt sowohl bei verschiedenen Objekten als auch bei den Zellarten desselben Objektes. Im allgemeinen sind die Reproduktionsgewebe als Mutterzellen der Sporen, Pollenkörner, Embryosäcke, Spermatozoen durch große Zellkerne ausgezeichnet; auch die Zellen, die sekretorisch tätig sind, haben oft größere Zellkerne, wie z. B. die Köpfchenzellen der Drüsenhaare, die Epithemzellen der Hydathoden usf. Ferner haben embryonale Zellen, wie die der Vegetationspunkte, die Initialen an Wurzelhaaren usw., größere Kerne als die ausgewachsenen. Die Monokotylen besitzen im Durchschnitt größere Kerne als die Dikotyledonen.

Bei Bakterien und Zyanophyzeen, bei denen Kerne typischer Art nicht nachweisbar sind, kommen im Plasma kleine Körnchen vor, welche sich mit Kernfarbstoffen intensiv färben und auch wahrscheinlich aus Nuklein bestehen.

Zentrosomen, welche in tierischen Zellen ganz allgemein vorkommen, sind mit Sicherheit nur bei etlichen Algen und Lebermoosen nachgewiesen, stellen aber hier nur kleine, sehr unscheinbare, neben dem Kern in Einzahl liegende Körnchen dar. Sie fallen besonders bei der Teilung der Zelle auf, indem sie zum Ausgangspunkt von feinen, strahlig angeordneten Fäden werden. Mit ihnen wahrscheinlich nahe verwandt sind

die Blepharoplasten, welche bei der Bildung der Spermatozoen von Zykadeen, Gingko und den Pteridophyten gefunden wurden. Es sind etwas größere Körperchen, welche bei der Teilung der Kerne sich ebenfalls teilen und das Zentrum strahliger Strukturen bilden, später aber zu der Ausbildung der Zilien in bestimmte Beziehung treten.

Ebenfalls plasmatische Organe sind die Chromatophoren (oder Plastiden), die mit Ausnahme der Pilze allen pflanzlichen Zellen eigentümlich sind, wenngleich ihre Ausgestaltung sehr verschieden sein kann. Sie bestehen aus dichterem Plasma und stellen in embryonalen Geweben kleine, scharf umschriebene, farblose, im Plasma zerstreute Körperchen dar. Sie gehen bei den höheren Pflanzen zurück auf Anlagen, die im Plasma der Eizelle liegen, sind also rein mütterlichen Ursprungs und vermehren sich bei dem Wachstum der Zellen nur durch Teilung, entstehen also niemals von neuem aus dem Plasma. Die Teilung erfolgt durch einfache Durchschnürung. Je nach der Lage und der Funktion der Gewebszelle, in der sie liegen, können sie bei fortschreitender Differenzierung des sich entwickelnden Pflanzenkörpers eine besondere Ausgestaltung erfahren. Man teilt sie ein in Leukoplasten, Chloroplasten und Chromoplasten.

Die Leukoplasten sind farblos. Man kann zwei Gruppen unterscheiden. Einmal gibt es solche, welche nur deswegen farblos sind, weil sie in tieferen Gewebsschichten liegend, vom Lichte nicht genügend oder gar nicht getroffen werden und deshalb farblos bleiben. Sie können aber ergrünen, wenn das Licht Zutritt erlangt. Hierher gehören vor allem die im Mark und in Rhizomen und Knollen vorkommenden Leukoplasten, die man wegen ihrer starken Stärkespeicherung als Stärkebildner bezeichnet. Die zweite Gruppe von Leukoplasten ist dadurch charakterisiert, daß sie trotz des Zutrittes des Lichtes niemals ergrünen. Sie finden sich z. B. in der

Epidermis der meisten Pflanzen, auch in den Haaren (Fig. 2); auch die meisten Wurzeln besitzen ergrünungsunfähige Leukoplasten; beide speichern keine Stärke, doch sind auch die Leukoplasten in den Endospermen meist nicht ergrünungsfähig.

Grün gefärbt sind die **Chloroplasten** (Chlorophyllkörner), (Fig. 5). Sie bestehen aus einer plasmatischen Grundmasse, in welcher ein grüner Farbstoff, das Chlorophyll enthalten ist. Er ist wahrscheinlich in einer lezithinartigen Substanz gelöst, und diese Lösung ist sehr fein in der Grundmasse der Chloroplasten verteilt. Neben dem Chlorophyll finden sich stets gelbe Farbstoffe, das Karotin und das Xanthophyll, die bei gelbblättrigen Varietäten sogar das Chlorophyll an Menge übertreffen können. Eine alkoholische Chlorophyllösung fluoresziert rot. Beim Zusatz von Säuren färbt sich das Chlorophyll schmutzig braun, was z. B. beim Absterben chlorophyllhaltiger Zellen auffallend wird, indem jetzt die Säuren des Zellsaftes in das Plasma dringen und das Chlorophyll verfärben. Bei Algen sind neben den obigen Farbstoffen noch andere in den Chloroplasten enthalten, die ihre Farbe charakteristisch verändern und das Grün mehr oder weniger verdecken. So sind die Chloroplasten der Florideen von einem prachtvoll roten Farbstoff, dem Phykoerythrin durchtränkt, das beim Abtöten der Zelle in den Zellsaft übergeht; bei den Phäophyzeen findet sich das Phykophäin, bei den Zyanophyzen (die übrigens keine deutlich differenzierten Chloroplasten besitzen) das Phykozyanin, bei

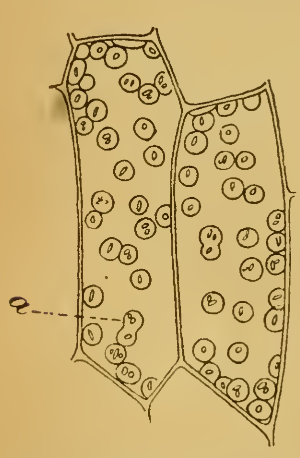


Fig. 5. Zellen aus dem Blatt von Funaria hygrometrica mit Chlorophyllkörnern, in welchen sich kleine Stärkeeinschlüsse befinden. a ein Chlorophyllkorn in Teilung.

den Diatomeen das Diatomin, bei den Chrysomonadineen das Phykochrysin. Die Gestalt der Chloroplasten ist sehr verschieden. Bei höheren Pflanzen haben sie die Form kleiner Scheibchen, bei Algen kommen größere und reicher ausgestaltete Formen vor, grade, gefaltete oder spiralig gewundene Bänder oder Platten, sternartige, gelappte, geweihartige, gitterförmige, spindlige Gebilde usf. Bei sehr vielen Algen, besonders bei den Konjugaten, sowie z. B. bei Oedogonium, Cladophora usw., finden sich an den Chloroplasten besondere Gebilde, welche Pyrenoide genannt werden. In ihrer Umgebung ist besonders reichlich (oft ausschließlich hier) Stärke abgelagert. Allgemein läßt sich in den vom Licht getroffenen Chlorophyllkörnern Stärke nachweisen, doch wird in den typischen Chloroplasten die Stärke nicht gespeichert. Mit Ausnahme etlicher einfacher Algen und der Keimpflanzen von Nadelhölzern bildet sich das Chlorophyll nur am Licht. Im Dunkeln bleiben die Chloroplasten bleich-gelblich. Stets sind die Chloroplasten im Zytoplasma eingebettet; gewöhnlich nehmen sie eine wandständige Lage ein.

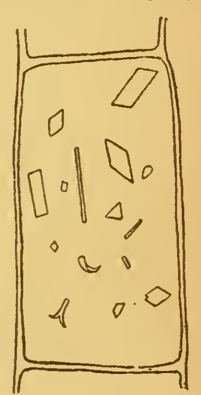


Fig. 6. Zelle aus der Mohrrübe (Daucus carota) mit Chromoplasten.

Am weitesten sind verändert die Chromoplasten (Fig. 6), welche die Träger der gelben und orangeroten Färbung an Blumenblättern (z. B. bei Ranunculus, Caltha, Tropaeolum usw.) oder Früchten (Hagebutten, Tomaten) oder Wurzeln (z. B. bei Daucus Carota, der Möhre) sind. Sie haben entweder die rundliche Form der Chlorophyllkörner beibehalten, oder sind zu kristallartigen, nadel- oder tafelförmigen, zackigen Gebilden umgewandelt, infolge der Kristallisation des in ihnen allgemein enthaltenen Farbstoffes, des Karotins.

Außer den plasmatischen, aus lebender Masse bestehenden Organen kommen in diesen selbst oder frei im Plasma noch verschiedene auffallende leblose Einschlüsse vor, die meist Reservestoffe darstellen. Ganz allgemein bei grünen Pflanzen verbreitet ist die Stärke. Sie fehlt den Pilzen und wird bei manchen Algen durch andere ähnliche Stoffe ersetzt. Sie wird leicht nachweisbar durch Jod, das sie blauschwarz färbt. Sie wird in den Chloroplasten primär gebildet (Fig. 5), aber von hier gewöhnlich wieder in Form eines

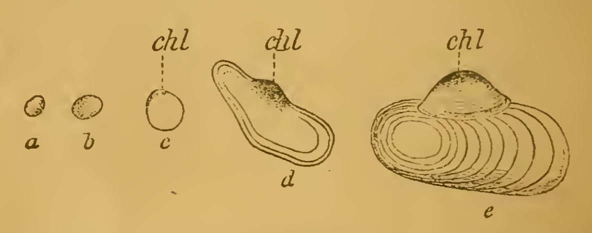


Fig. 7. Chlorophyllkörner aus dem Stengel von Pellionia Daveauana, das Anwachsen des eingeschlossenen Stärkekornes zeigend. chl grüne Grundmasse des Chlorophyllkornes. (Nach Dodel-Port.)

löslichen Kohlenhydrates abgeleitet. Sie wird dann entweder verbraucht, oder transitorisch an verschiedenen Stellen in Chloro- oder Leukoplasten von neuem hergestellt oder aber in Speicherorganen magaziniert. In solchen, wie z. B. in Rhizomen, Knollen, Winterknospen, Endospermen, Kotyledonen trifft man besonders viel Stärke an. Die Bildung aller dieser sekundären Stärke ist fast stets an die Leukoplasten gebunden (Fig. 7). Im typischen Falle lagern sich um einen zuerst entstehenden Kern sukzessive neue Schichten von Stärke an und das anwachsende Stärkekorn treibt den Leukoplasten auf, oder sprengt ihn, so daß meist an dem ausgebildeten Korn von dem plasmatischen Bildner nichts mehr zu sehen ist. Gelegentlich ist er jedoch als seitlich ansitzende Kappe noch erkennbar.

Indem die bei dem Wachstum aufgelagerten Schichten von ungleicher Dichte sind, kommt der geschichtete Bau des Stärkekornes zustande. Er ist besonders deutlich bei verschiedenen in Rhizomen vorkommenden Stärkearten, z. B. sehr schön bei der Kartoffel (Fig. 8, I) zu beobachten. Sind die Schichten an allen Stellen gleichmäßig dick, so entstehen zentrisch geschichtete Körner, wie z. B. bei dem Roggen, dem Weizen, der Bohne (Fig. 10). Sind die Schichten an einer Seite dicker als an der anderen, so resultieren exzentrisch geschichtete Körner, wie sie für Kartoffel, Sago, Arrowrootstärke charakteristisch sind. Findet die Auflagerung der neuen Schichten ganz unregelmäßig statt, so resultieren verschieden gestaltete Gebilde. So haben die im Milchsaft der Euphorbiazeen (Fig. 8, III) reichlich enthaltenen Stärkekörner Hantel-, Knochen oder Stabform oder sind unregelmäßig verzweigt. Sind mehrere Zentren vorhanden, so entstehen zusammengesetzte Stärkekörner, die aber gewöhnlich leicht in ihre Teilstücke zerfallen können. Zusammengesetzte Stärkekörner besitzen z. B. der Hafer (Fig. 8, II), der Reis, der Buchweizen, der Pfeffer, die Kornrade, der Spinat. Die Zahl der Teilkörnchen kann sehr groß sein (beim Spinat z. B. über 30 000), bei der Kartoffel, die nur einen kleinen Teil zusammengesetzter

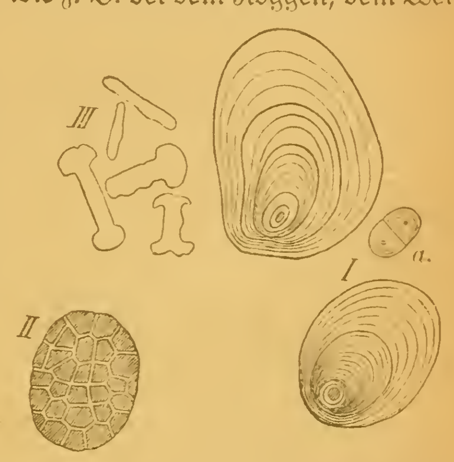


Fig. 8. Verschiedene Stärkekörner. I Kartoffel, a Zwillingsform, II Hafer, III Euphorbia splendens, aus dem Milchsaft.

Stärkekörner besitzt, kommen gewöhnlich nur Zwillings- oder Drillingsformen vor (Fig. 8, I a). Werden ursprünglich zusammengesetzte Körner später von weiteren gemeinsamen Schichten umhüllt, so spricht man von halbzusammengesetzten Körnern. Oft wie z. B. bei den meisten Leguminosen (Fig. 10) findet sich im Zentrum der trockenen Körner eine Spalte oder ein System von Rissen. Bei sehr dichter Lagerung innerhalb der Zellen können sich die Stärkekörner polygonal abplatten, wie das besonders auffallend beim Mais (Fig. 9) der Fall ist. Gewöhnlich sind die Stärkekörner flach, so z. B. bei der Kartoffel, dem Roggen, Weizen usw.

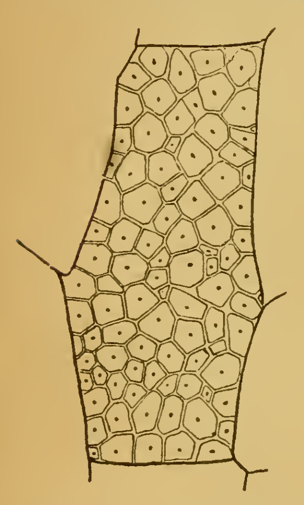


Fig. 9. Zelle aus dem Endosperm des Maises, mit polygonalen Stärkekörnern angefüllt.

Die Stärke ist ein Polysacharid von der allgemeinen Zusammensetzung $(C_6H_{10}O_5)n$. Mit verdünnten Säuren wird sie zu Glukose hydrolysiert. Dasselbe wird durch ein in Pflanzen sehr verbreitetes Enzym, die Diastase, erreicht. In besonders großem Umfang geschieht dies, wenn beim Austreiben die Reservestoffbehälter entleert werden. Man trifft dann z. B. in Samen die Stärkekörner in korrodiertem Zustande, sie sind abgeschmolzen oder von Kanälen durchzogen und zerklüftet, schließlich zerfallen sie in einzelne Bruchstücke. In heißem Wasser und mit Alkalien quellen die Stärkekörner zu einem durchsichtigen Kleister auf. Sie färben sich mit Jod blau (selten violett).

Ohne besondere Bildner werden die Aleuron- oder Proteinkörner im Plasma abgelagert. Sie finden sich in Gestalt kugliger oder unregelmäßiger, meist ziemlich kleiner

Körperchen vor allem in den Samen. Bei den Gramineen ist die periphere Schicht des Endosperms von aleuronführenden Zellen gebildet. Das ist die sogenannte Kleberschicht. Neben der Stärke findet sich Aleuron in den Kotyledonen der Erbse, der Bohne (Fig. 10); in denjenigen der Lupine (Fig. 11) ist ausschließlich Aleuron in ziemlich großen Körnern enthalten. Jod färbt die Proteinkörner gelb, sie lösen sich meist in Wasser, nicht in Glyzerin. Sehr häufig findet sich das Protein kristallisiert. Besonders in den größeren Aleuronkörnern trifft man solche Eiweißkristalle an.

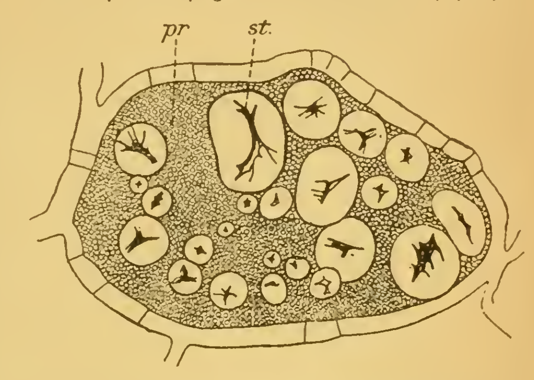
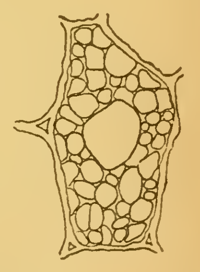


Fig. 10. Zelle aus dem Kotyledo von Phaseolus multiflorus. st Stärkekorn, pr Proteinkörner.

So z. B. in denen des Endosperms von Ricinus (Fig. 12), das neben Protein noch Fett enthält. In diesen Körnern sind ein oder mehrere ziemlich große Kristalle von Eiweiß enthalten, die nach Jodzusatz sich gelb färben (Fig. 12, B k). Daneben finden sich runde Körper, die sogen. Globoide (Fig. 12, B g), welche aus Bernsteinsäure, Apfelsäure sowie dem Calcium- und Magnesiumsalz einer gepaarten Phosphorsäure bestehen. Freiliegende Eiweißkristalle finden sich z. B. in den peripheren Zellen der Kartoffelknolle, im Endosperm der Paranuß (Bertholletia excelsa) und bei vielen anderen Pflanzen. Eigenartig ist das Vorkommen von Eiweiß-


Fig. 11. Zelle aus dem Kotyledo von Lupinus coeruleus mit Proteinkörnern.

kristallen in den Zellkernen der Rhinanthazeen, sowie bei Pirola, Utricularia u. a. Sie finden sich z. B. bei Alectorolophus in besonders großer Menge im Endosperm der Samen und stellen, da sie bei der Keimung aufgelöst werden, einen Reservestoff dar.

Sehr häufig finden sich Fette und fette Öle bei Pflanzen, besonders wiederum in den Reservestoffbehältern, so im Endosperm der Kokosnus (Cocos nucifera), des Rizinus (Ricinus communis), in den Kotyledonen des Leins (Linum usitatissimum), Rapses (Brassica Napus) und Hanfs (Cannabis sativa), der Walnuß (Juglans regia), Mandel (Prunus amygdalus), Erdnuß (Arachis hypogaea), Kakaobohne (Theobroma Cacao). Im Fruchtfleisch ist das Öl beim Ölbaum (Olea europaea), vorwiegend bei der Ölpalme (Elaeis guineensis) enthalten. Bei manchen Bäumen findet es sich in den lebenden Zellen des Holzes während der Winterzeit. Sehr verbreitet ist Öl bei Pilzen, auch bei vielen Algen wie z. B. Vaucheria, den Diatomeen u. a. Die Sporen der Farne und Moose enthalten ebenfalls Öl. In den Zellen ist das Fett resp. Öl entweder sehr fein emulsionsartig verteilt, oder es bildet größere Tropfen oder Klumpen. Zuweilen tritt es auch in Form von Kristallnadeln auf, wie z. B. bei der Kokosnuß und der Muskatnuß (Myristica fragrans). Fette und Öle schwärzen sich mit Osmiumsäure und werden durch Alkanna-

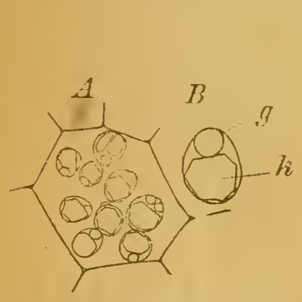


Fig. 12. Zelle aus dem Endosperm von Ricinus communis. B ein einzelnes Proteinkorn, g Globoid, k Eiweißkristall.

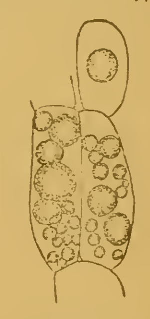


Fig. 13. Zellen aus der Rinde der Pappel mit Gerbstoffvakuolen.

tinktur rot gefärbt. Sie werden durch Alkali verseift und lösen sich in Äther.

Ätherische Öle und Harze sowie verwandte Stoffe werden in besondern Zellen bei sehr vielen verschiedenen Pflanzen gebildet, jene bei Labiaten, Umbelliferen, Rutazeen, Myrtazeen, Laurazeen, diese z. B. bei Koniferen. Sie werden meist ausgeschieden, so bei Drüsenhaaren zwischen Wand und Cuticula, in anderen Fällen in Hohlräume oder Kanäle. Doch bilden sich diese Stoffe in den Zellen, wo sie sich auch primär nachweisen lassen, entweder fein verteilt im Plasma oder in Form größerer Tropfen im Zellsaft. Die ätherischen Öle und Harze lösen sich leicht in Alkohol; erstere lassen sich leicht destillieren.

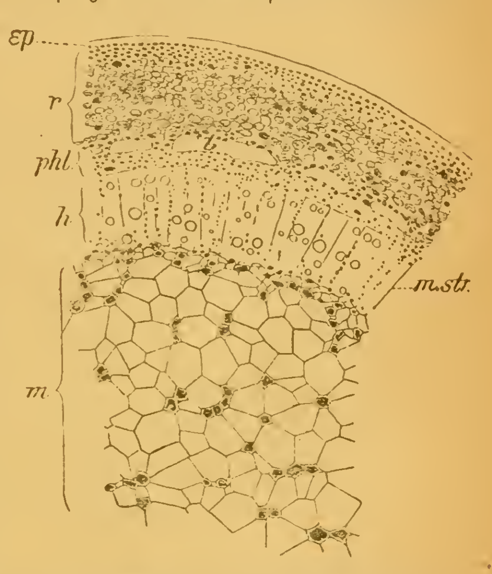


Fig. 14. Querschnitt durch einen Rosenzweig, die schwarzen resp. dunklen Zellen führen Gerbstoff. ep Epidermis, r Rinde, phl Phloem, b Bast, m.str. Markstrahlen, h Holz, m Mark.

Im Zellsaft oder in den Vakuolen finden sich eine große Menge verschiedener Stoffe gelöst, die meist direkt nicht wahrnehmbar sind. Leicht kenntlich ist das Anthozyan, das die Ursache der meisten roten sowie der blauen und violetten Färbungen von Pflanzenteilen, vornehmlich von Blumenblättern darstellt. Es bewirkt auch die Färbung der Blätter der Blutbuche sowie die rote Färbung der Unterseiten vieler anderer Blätter,

indem es hier vorwiegend in den Epidermiszellen enthalten ist. Seltener sind gelbe im Zellsaft gelöste Farbstoffe, wie sie sich z. B. in den Blumenblättern der Königskerze (Verbascum) vorfinden. Das Indigo ist als solches in den Zellen der Indigofera-Arten noch nicht enthalten, sondern in Form eines

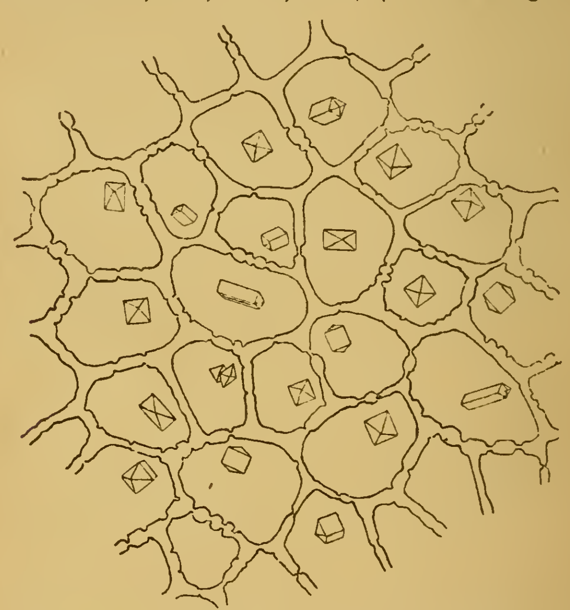


Fig. 15 Epidermis der Blattoberseite von Vanilla planifolia mit Kristallen.

farblosen Glukosids, des Indikans, welches erst später durch ein Enzym gespalten wird.

Schwieriger schon sind die Gerbstoffe zu erkennen. Sie verraten sich durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen. Sie sind entweder im ganzen Zellsaft gelöst oder nur in bestimmten Vakuolen enthalten. Leicht können sie durch die Eisenprobe nachgewiesen werden. Bei Zusatz von Eisensalzen färben sie sich tiefblau oder grünlich. Durch Kaliumbichromat werden sie als unlösliche rotbraune Klumpen oder Körner

gefällt. Gerbstoffe (die nur zum Teil chemisch genau definiert sind) sind außerordentlich verbreitet in Pflanzen und können sich in allen Organen finden. Besonders häufig und reichlich kommen sie in den Rinden vor (Figg. 13 und 14). Nach dem Absterben der Zellen infiltrieren sie die Zellmembranen resp. verbinden sich mit den plasmatischen Resten, gemäß ihrer Eigentümlichkeit, mit Eiweißstoffen sehr widerstandsfähige Verbindungen einzugehen.

Ferner sind im Zellsaft gelöst Zuckerarten, Alkaloide, Glukoside, organische Säuren, Glykogen, Amide, mehrwertige Alkohole wie Mannit und viele andere Stoffe.

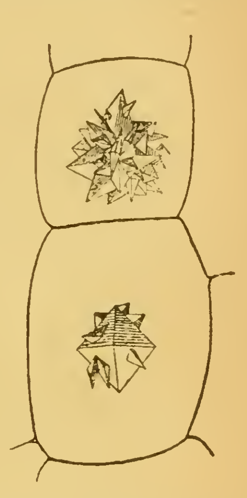


Fig. 16. Zellen aus dem Blattstiel von Begonia sanguinea mit Kristalldrusen.

Die Zuckerarten sind sehr verbreitet; meist handelt es sich um Monosacharide als Traubenzucker und Fruchtzucker, die leicht durch die Fehlingsche Probe nachgewiesen werden können. In den Zellen der Zuckerrübe (Beta vulgaris var. Rapa) und des Zuckerrohrs ist Rohrzucker enthalten. In Kompositen ist das Polysacharid Inulin verbreitet. Da es in Alkohol unlöslich ist, kristallisiert es in Pflanzenteilen, die in Alkohol aufbewahrt werden, aus und bildet große Sphärokristalle. Der sechswertige Alkohol Mannit kommt bei Oleazeen, sowie in der Lärche (Larix), der Schwarzwurzel (Scorzonera hispanica), dem Sellerie (Apium graveolens) und anderen Pflanzen vor; der isomere Dulcit in vielen Skrophulariazeen, bei Evonymus u. a., der ebenfalls isomere Sorbit in den Vogelbeeren (Sorbus aucuparia) sowie vielen anderen Rosazeen. Glykogen, kenntlich an seiner Braun-

färbung mit Jod, ist in Form wasserlöslicher Ballen, Klumpen oder Tröpfchen besonders bei Pilzen, z. B. bei der Hefe (Saccharomyces), und Bakterien verbreitet. Amidoverbindungen, wie Asparagin, Leucin, sind in jungen wachsenden Pflanzenteilen sehr häufig. Da sie in Alkohol unlöslich sind, werden sie bei Behandlung der Schnitte mit absolutem Alkohol als Kristalle sichtbar. Von den organischen Säuren finden sich in Zellsäften gelöst am häufigsten die Apfelsäure, Zitronensäure und Weinsäure in Früchten, z. T. als lösliche Alkalisalze. Bei Oxalis acetosella, Rumex-Arten tritt Oxalsäure auf.

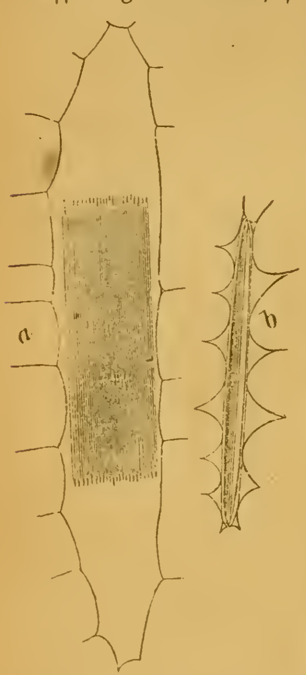


Fig. 17. Kristallzellen aus dem Blattgewebe von Agave americana. a mit einem Raphidenbündel, b mit einem Einzelkristall.

Ohne weiteres sind die Kristalle sichtbar, die im Zellsaft sehr vieler Pflanzen auskristallisieren. In den allermeisten Fällen bestehen sie aus oxalsaurem Kalk. Sie lösen sich in Schwefelsäure, ohne Gasentwicklung, und an ihrer Stelle schießen Gipsnadeln an. Sie sind entweder sehr klein und liegen dann als feiner Kristallsand in den Zellen (wie bei Solanazeen), oder sie bilden größere einfachere (Fig. 15) oder zusammengesetzte und dann oft morgensternartig aussehende Kristalle resp. Drusen (Fig. 16) des tetragonalen oder monosymmetrischen Systems (besonders bei Dikotylen), oder sie treten in Form von Spießen oder Nadeln (vor allem bei vielen Monokotylen) auf. Wenn letztere dünn sind und bündelweise beisammen liegen, nennt

man sie Raphiden (Fig. 17). Sehr viel seltener sind Ablagerungen von Kieselsäure in den Zellen, die durch ihre Unlöslichkeit in Salz- und Schwefelsäure kenntlich sind. Sie sind z. B. bei Szitamineen, Palmen, Arundo donax nachgewiesen worden.

Abgesehen von den Schwärmsporen, den Spermatozoen, den Eizellen, welche nackte Zellen darstellen, sind die pflanzlichen Zellen von einer festen Membran umkleidet. Sie stellt ein Ausscheidungsprodukt des Protoplasten dar. Nach der Befruchtung umgibt sich die Eizelle mit einer dünnen Membran, und bei allen den folgenden Zellteilungen werden zwischen den geteilten Protoplasten neue Wände abgeschieden. Solange die Zellen noch wachsen, bleibt die Membran ziemlich dünn. Sie folgt der Größenzunahme der Protoplasten durch ausgiebiges Flächenwachstum, welches (vielleicht unterstützt durch Dehnung über die Elastizitätsgrenze) durch Einlagerung neuer Membranteilchen in die alten d. h. durch Intussuszeption vor sich geht. Später, wenn die Zellen ihre definitive Größe erreicht haben, wächst die Membran in die Dicke, und zwar durch Apposition, d. h. indem vom Protoplasten neue Schichten auf die schon vorhandenen abgelagert werden. Auf diese Weise kommt die charakteristische, nach Einwirkung von Quellungsmitteln nach deutlicher hervortretende Schichtung der pflanzlichen Zellhäute zustande. Die Art und der Grad der Wandverdickungen kann sehr verschieden sein, so daß wir im folgenden eine Reihe von Zelltypen nach der Beschaffenheit ihrer Membranen unterscheiden können.



Fig. 18. Steinzellen aus dem Mark von Hoya carnosa.

Wenn die Zellmembran allseitig gleichmäßig verdickt wird und zwar ansehnlich, so bezeichnet man die Zellen als Sklerenchymzellen oder **Sklereiden**. Ihre Form kann recht verschieden sein. Annähernd isodiametrisch sind die Sklereiden oder Steinzellen, wie sie auch genannt werden, in dem Mark vieler Pflanzen, z. B. bei Hoya carnosa (Fig. 18), oder in dem Fruchtfleisch der Birne, wo sie nesterweise zusammenliegen. Auch das harte Endokarp der Steinfrüchte, z. B. der Kirsche, Pflaume usw., sowie das steinartige Endosperm der Brechnuß (Strychnos nux vomica) sowie vieler Palmen besteht aus derartigen Sklerenchymzellen. Sehr unregelmäßige mit Fortsätzen versehene Sklereiden finden sich in der Rinde vieler Bäume, auch in Blättern sind eigenartige Sklereiden nicht selten, so z. B. im Blatt der Kamelie (Thea japonica Fig. 71 S. 111), in dem stielrunden gefiederten Blatt von Hakea (Fig. 82 S. 56), wo sie radial angeordnet sind; besonders auffallend und groß sind sie in den Blattgelenken von Menispermazeen, z. B. von Anamirta Cocculus. Langgestreckt und beiderseitig zugespitzt sind die **Bastfasern** (Fig. 19), welche teils im engen Anschluß an die Gefäßbündel, teils in der Rinde gruppenweise oder zerstreut angetroffen werden. Auch die Holzfasern sind ihrer Wand nach Sklerenchymzellen. Der Grad der Wandverdickung kann verschieden sein. Im extremen Falle geht sie so weit, daß das Lumen der Zelle bis auf einen schmalen Spalt ganz verschwindet.

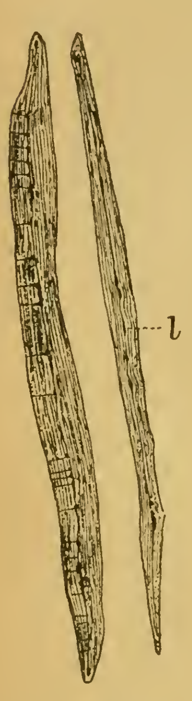


Fig. 19. Bastfaserzellen aus der Chinarinde.

Nie ist die Verdickung vollkommen kontinuierlich. Viel-

mehr werden größere oder kleinere Stellen ausgespart, welche nicht mit neuen Membranschichten belegt werden (Fig. 18). Sind die Membranen nicht sehr stark verdickt, so bilden diese Stellen seichte, über die Membranfläche verteilte Vertiefungen; erreicht die Verdickung stärkere Dimensionen, so entstehen engere oder weitere Kanäle, welche die Membran quer durchsetzen. Sie können auch verzweigt sein, indem zwei benachbarte Kanäle schließlich in einen zusammengezogen werden. Wenn die Vertiefungen nahe beieinander und in regelmäßigen Abständen liegen, so bekommt die Wand im Querschnitt oft eine rosenkranzförmige Kontur. Da die Kanäle sowohl wie die flacheren Vertiefungen oder Löcher in der Aufsicht als Flecke oder Tüpfel erscheinen, werden sie schlechtweg als Tüpfel oder Tüpfelkanäle bezeichnet. Der Umriß der Tüpfel, mit anderen Worten der Querschnitt der Kanäle kann rund, länglich oder spaltenförmig sein. In den benachbarten Zellen korrespondieren die Tüpfel; der zwischen zwei aufeinanderstoßenden Kanälen befindliche Teil der primären Membran wird als die Schließhaut des Tüpfels bezeichnet. Soweit die Zellen noch lebendige Protoplasten führen, treten diese mit Fortsätzen in die Tüpfelkanäle hinein; demgemäß korrespondieren auch diese Fortsätze. Wie später noch zu erwähnen sein wird, ist auch die trennende Schließhaut des Tüpfels durchbohrt und von feinsten Plasmafäden durchsetzt. Dieser Umstand läßt die Bedeutung des Tüpfel deutlich hervortreten; sie ermöglichen den Protoplasten, trotz der Dicke der Membran doch in Ver-

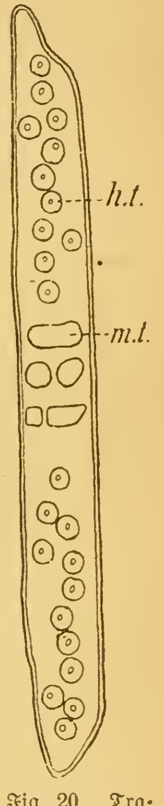


Fig. 20. Tracheide aus dem Kiefernholz. h.t. Hoftüpfel, m.t. einfache weite Tüpfel.

bindung miteinander zu bleiben. Eine eigenartige Ausbildung haben die sogenannten Hoftüpfel erfahren, wie sie in besonders typischer Weise die Tracheiden des Kieferholzes (Fig. 20) untereinander und mit bestimmten Zellen der Markstrahlen verbinden. Die ziemlich große runde oder elliptische Schließhaut, welche in der Mitte eine leichte Verdickung zeigt, ist

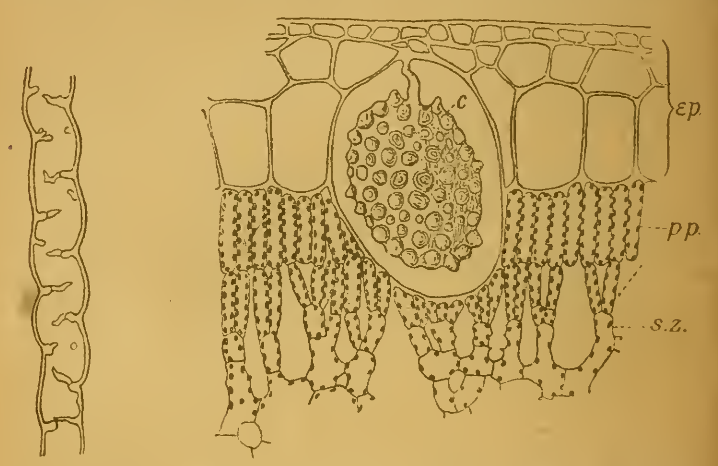


Fig. 21. Rhizoid von Marchantia polymorpha.

Fig. 22. Querschnitt durch das Blatt von Ficus elastica. c Zystolith, ep Epidermis, pp Palisadenparenchym, s.z. Sammelzellen.

auf beiden Seiten durch die kuppelartig vorspringenden Verdickungsschichten bis auf ein kleines rundes oder spaltenförmiges Loch überdacht. Ist dieser Vorhof nur auf einer Seite entwickelt, so spricht man von einem einseitig behöften Tüpfel.

Bei manchen Zellen sind die Verdickungsschichten nur auf bestimmte Wände beschränkt. So sind z. B. die Epidermiszellen an ihren Außenwänden fast stets stärker verdickt als an den radialen und den Innenwänden. Oft, besonders bei Pflanzen trockener Klimate, erreicht diese Außenwand eine

ganz bedeutende Mächtigkeit. In ganz ähnlicher Weise ist die Schutzscheide, welche die Gefäßbündel der Farne umgibt, aus Zellen zusammengesetzt, deren Innen- und radiale Wände allein stark verdickt sind. Sie fallen außerdem durch braune Färbung auf. Auch der Ring (annulus) der Farnsporangien besteht aus Zellen mit ganz ähnlichen einseitig verdickten Membranen.

Werden nur an ganz bestimmten, lokal begrenzten Stellen neue Membranschichten aufgelagert, so kommen Höcker, Zapfen, Wülste, Bänder oder Leisten zustande, die in das Lumen der Zelle hineinragen. So entstehen die zapfen-, horn- oder geweihartigen Membranfortsätze, welche in das Lumen der Rhizoiden von Marchantia polymorpha (Fig. 21) vorspringen. Sie finden sich besonders typisch an den anliegenden Rhizoiden. In gewissen sehr großen Zellen der mehrschichtigen Epidermis der Blattoberseite von Ficus elastica (sowie überhaupt der Morazeen und auch der Urtikazeen) bildet sich eine gestielte, große, traubige Membranwucherung, welche stark mit kohlensaurem Kalk inkrustiert ist und deshalb als Zystolith bezeichnet wird (Fig. 22).

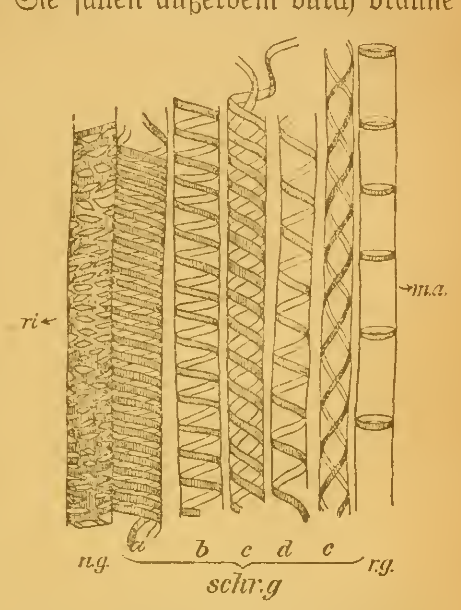


Fig. 23. Längsschnitt durch den Gefäßteil eines Gefäßbündels aus dem Blattstiel von Beta vulgaris. n.g. Netzgefäß, schr.g. (a—c) verschiedene Schraubengefäße, r.g. Ringgefäß. Die jüngsten Gefäße liegen nach der Rinde (ri), die Vasalprimanen nach dem Mark (ma) zu.

Löst man mit Salzsäure den Kalk weg, so tritt das deutlich geschichtete Zellulosegerüst zutage. Besonders charakteristisches Aussehen erlangen die wasserleitenden Elemente der Gefäßbündel, die Tracheen und Tracheiden, durch die Skulptur der inneren Wandfläche (Fig. 23). Es entstehen so Ringe, die in Abständen voneinander ausgespannt sind, oder Schraubenbänder, welche teils enger teils weiter, teils in Ein- teils in Zweizahl an der Wandfläche verlaufen und leicht durch den Schnitt herausgerissen werden können; oder netzförmige Leistensysteme, oder Reihen treppenförmig übereinander liegender quergestreckter Leisten, oder schließlich Übergänge zwischen diesen Typen. In allen diesen Fällen handelt es sich um Aussteifungsvorrichtungen, welche das Lumen dieser Kanäle offen halten sollen. In derselben Weise wirken die netzartigen Verdickungen, welche die Zellen der Wurzelhülle bei epiphytischen Orchideen (Fig. 24) aussteifen, oder die in Blättern und Rinden vorkommenden Speichertracheiden. Schraubenbänder finden sich schließlich in den Schleuderzellen, welche in den Kapseln der Lebermoose zwischen den Sporen liegen (Fig. 25). Auf die Innenseite dieser langen faserförmigen Zellen sind zwei Spiralbänder aufgelagert, welche sich scheinbar kreuzen, in Wahrheit aber parallel mit einander verlaufen.



Fig. 24. Zelle aus der Wurzelhülle einer Orchidee.

Eigentümlich ist die ebenfalls lokale Verdickungsmanier der Kollenchymzellen, die durch sie charakterisiert sind (Fig. 26). In diesen langgestreckten Zellen werden nämlich nur die Ecken der Längswände durch Verdickungsstreifen ausgesteift, so wie man etwa eine längliche Pappschachtel durch Holzstäbe in den Ecken widerstandsfähiger macht. Die mittleren Wandpartien bleiben unverdickt.

Solche Kollenchymzellen finden sich bei vielen, besonders krautigen Pflanzen unter der Epidermis; bei den vierkantigen Labiatenstengeln vorzugsweise in den Kanten.

Vorsprünge, Höcker, Leisten können auch in zentrifugaler Richtung ausgebildet werden. So kommen vor allem die Skulpturen der Sporen und Pollenkörner zustande, die aus Leisten, Höckern, Stacheln, Wülsten bestehen; auch die Fortsätze auf dem Panzer der Peridineen, die Höcker auf Epidermiszellen und vor allem auf der Außenseite von Haaren (Fig. 59), wodurch diese feilenartig rauh wird, entstehen auf dieselbe Weise.

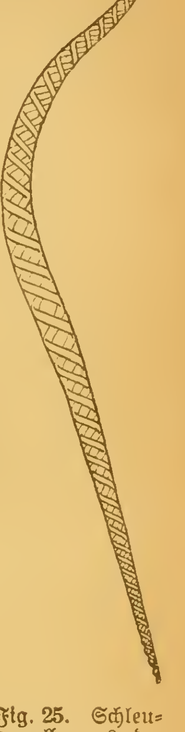


Fig. 25. Schleuderzelle aus der Sporenkapsel von Marchantia polymorpha.

Die Membranen der höheren Pflanzen bestehen hauptsächlich, aber nicht ausschließlich aus Zellulose, einem der Stärke nahe verwandten Kohlehydrat. Sie wird von konzentrierter Schwefelsäure in Dextrose verwandelt und von Kupferoxydammoniak gelöst. Chlorozinkjod färbt sie violett. Daneben finden sich häufig Pentosane, (Hemizellulosen), die schon von verdünnten Säuren in Pentosen ($C_5H_{10}O_5$) gespalten werden. Die junge primäre Membran besteht vorwiegend aus Pektin, einem den Kohlehydraten verwandten Körper, der z. B. die Gallerte eingekochter Früchte darstellt. Er löst sich nach Vorbehandlung mit Säuren leicht in Alkalien und ist wahrscheinlich an Kalzium gebunden. Bei vielen Algen macht das Pektin die Hauptmasse der Membranstoffe aus. Auf die vorwiegend aus Pektin bestehende primäre Scheidewand werden später bei der Verdickung der Membran zunächst sekundäre Schichten von Zellulose abgelagert, welche reichlich mit

Pektin durchsetzt sind, und schließlich Schichten aus reiner Zellulose, die dann also dem lebenden Protoplasten zunächst gelagert sind. Die Pektinstoffe färben sich mit Chlorozinkjod nicht, werden aber mit ammoniakalischem Rutheniumsesquichlorid rot gefärbt. Die Membran zwischen zwei aneinander grenzenden Zellen besteht also aus zwei sekundär von den beiden Protoplasten abgeschiedenen Verdickungskomplexen,

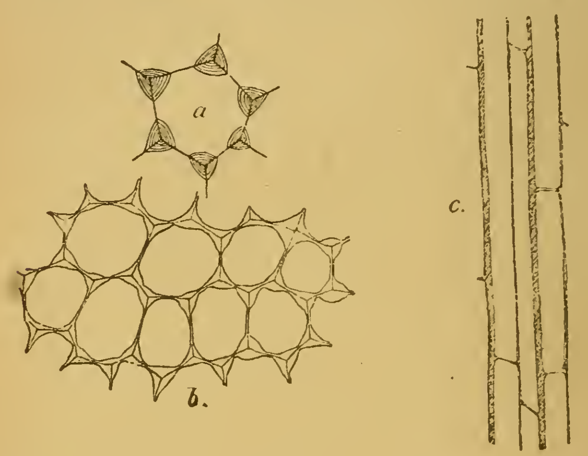


Fig. 26. Kollenchym aus dem Stengel von Coleus. b Querschnitt, c Längsschnitt, a Schema der Verdickungsart.

welche durch die primäre Wand getrennt sind. Diese wird als Mittellamelle bezeichnet. Wenn sie aufgelöst wird, so fallen die Zellen auseinander. Dies geschieht ganz normal bei reifenden Früchten, wenn sie weich werden, und kann in manchen Fällen einfach durch Kochen mit Wasser erreicht werden. Bei der Verrottung werden die den Kitt bildenden Pektinstoffe der Mittellamelle durch Bakterien vergoren, so daß jetzt das Gewebe auseinanderfällt. Auf diese Weise fault z. B. bei der Flachsröste das Gewebe um die Baststränge ab. Diese selbst können deswegen nicht in ihre Be-

standteile zerfallen, weil die Mittellamelle verholzt ist. Doch lassen sie, sowohl wie die Elemente des Holzes, die ohne verholzte Mittellamelle doch sehr fest zusammenhalten, sich durch das Schulzesche Mazerationsgemisch voneinander trennen, d. h. wenn sie mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure gekocht werden. Oft reicht bei älteren Geweben Kochen mit Alkalien und Säuren aus.

Ganz und gar in Schleimsubstanz von verschiedener chemischer Natur werden die ganzen Zellwände oder bestimmte Teile bei verschiedenen durch starke Quellungsfähigkeit ausgezeichneten Objekten verwandelt. So sind die peripheren Schichten vieler Algen zu einen gallertigen Schleim verquollen, wie z. B. bei den Zyanophyzeen Nostoc und Gloeocapsa, deren Zellen in mächtigen Gallerthüllen liegen. Bei Laminarien ist die Mittellamelle sehr stark quellbar, so daß die im trocknen Zustand miteinander eng verklebten Zellen nach Zusatz von Wasser sich in einer durchsichtigen, aber nicht zerfließenden Gallerte verteilen. Vollkommen zerfließen die Außen- und Seitenwände der Epidermiszellen bei vielen Samen, z. B. Flachs, Quitte (Cydonia vulgaris) u. a. Werden die im trocknen Zustand harten Samen in Wasser gebracht so umgeben sie sich mit einer enormen, zerfließenden Schleimhülle.

Bei dem Gummifluß verschiedener Pflanzen werden ganze Komplexe von Zellen in Gummi verwandelt, indem hauptsächlich die Membranen verändert werden. Zum Teil geschieht dies auf Grund infektiöser krankhafter Vorgänge. So entsteht der Kirschgummi aus Rindenzellen und Holzparenchym des Kirschbaumes, der Traganthgummi aus dem Mark und den Markstrahlen orientalischer Astragalus-Arten, das Gummi arabicum aus der Rinde nordafrikanischer Akazien.

Aus verhältnismäßig sehr reiner Zellulose bestehen die Haare der Baumwolle (Gossypium herbaceum), der Bast-

fasern des Leins, der Markzellen vieler Pflanzen. Sie nehmen dementsprechend mit Chlorzinkjod eine rein violette Färbung an und färben sich mit Schwefelsäure und Jod rein blau.

Durch Einlagerungen verschiedener Art können die Membranen besondere Eigenschaften annehmen. Sie können verholzt, verkorkt, verkieselt werden usw.

Verholzung kommt dadurch zustande, daß in die Zellulose der Membranen spezifische Holzsubstanzen eingelagert werden. Als solche sind das Coniferin und Vanillin zu nennen. Da sie mit Phloroglucin und Salzsäure eine rote und mit Anilinsulfat eine gelbe Färbung annehmen, gelingt es leicht, durch Anwendung dieser Reagenzien verholzte Zellen nachzuweisen. Sie haben meist stark verdickte Membranen und stellen insgesamt das dar, was man als mechanisch wirksames Gewebe bezeichnet. So sind die Steinzellen, die Bastfasern, vor allem aber die Elemente des Holzes selbst verholzt. Bei ihnen ist aber nur die mittlere Partie der Membranen verholzt, die innerste Lage sowie die Mittellamelle sind unverholzt. Außer den Ligninsubstanzen finden sich noch Pentosen im Holz, vor allem die Xylose, der Holzzucker.

Oberflächliche Zellagen sowie die an die Außenwelt stoßenden Membranpartien werden mit fettartigen Substanzen, den sogenannten Kork- (Suberin-) und Kutinsubstanzen, imprägniert. Es wird auf diese Weise nicht nur ein mechanischer Schutz, sondern auch ein Schutz gegen zu starke Austrocknung erreicht, da die Korksubstanzen sehr wenig durchlässig für Gase sind. Sie stellen Glyzerinester besonderer Säuren dar (der Suberin- und Phellonsäure) und sind außerordentlich beständig. Konzentrierte Schwefelsäure z. B. löst sie nicht auf, so daß an Schnitten die verkorkten Gewebe in den durch $H_2 SO_4$ aufgelösten Massen zurückbleiben. Ebensowenig werden sie von Kalilauge angegriffen. Ob die Korkzellen,

wie sie in der Borke der Bäume sich finden und z. B. auch die Kartoffelschale zusammensetzen, ganz aus Korksubstanz bestehen oder noch eine Zellulosegrundmasse besitzen, ist nicht entschieden. Ganz ähnlich den Suberinsubstanzen sind die Kutinstoffe, welche die äußeren Schichten der Außenwände der Epidermiszellen bei der Landpflanzen imprägnieren. Hier ist noch eine Zellulosegrundmasse vorhanden, doch färben sich die kutinisierten Schichten mit Chlorzinkjod nicht blau, sondern gelb oder braun.

Kieselsäure ist ebenfalls in oberflächlichen Zellagen häufig in die Membranen eingelagert, so in vielen Baumrinden, Samen, ganz besonders aber bei den Gramineen und den Schachtelhalmen. Durch Glühen auf dem Platinblech kann man bei stark verkieselten Geweben ein Kieselskelett erhalten. Aus Kieselsäure besteht auch der Panzer der Diatomeen. Ferner sind viele Haare ganz oder teilweise verkieselt. So besteht z. B. die Spitze des Brennhaares von Urtica aus Kieselsäure; sie bleibt infolgedessen bei Behandlung mit Schwefelsäure intakt. Der basale Teil zeigt durch starke Gasentwicklung, daß hier kohlensaurer Kalk eingelagert ist. Dieser findet sich überhaupt sehr häufig in den Membranen der Haare, auch in den Zystolithen haben wir ihn bereits kennen gelernt. Ganz besonders mächtige Ablagerungen trifft man in den Membranen der Kalkalgen an. Auch in den Membranen vieler Charazeen ist viel kohlensaurer Kalk enthalten, besonders bei Chara fragilis, die ihren Namen daher erhalten hat. In den Schalen der Nüßchen des Steinsamens (Lithospermum arvense) ist ebenfalls viel kohlensaurer Kalk neben Kieselsäure enthalten. Die Anwesenheit von Kalziumkarbonat läßt sich leicht durch Salzsäure nachweisen, die ein Aufbrausen der verkalkten Partien bewirkt. Eigenartig ist das Auftreten von Kalziumoxalatkristallen in den Zellwänden des Eibenholzes (Taxus baccata). Auch bei Sempervivum

kommen sie vor und zwar in den inneren Schichten der Außenwände der Epidermiszellen. Gelegentlich sind die Zellwände durch Einlagerung von Farbstoffen gefärbt. Bei höheren Pflanzen selten und gewöhnlich nur auf die Zellen des Kernholzes beschränkt, findet sich die Membranfärbung besonders häufig bei Pilzen. Die roten, gelben, violetten, rauchgrauen Farben, welche man an Pilzen beobachtet, beruhen auf Imprägnation mit Farbstoffen. Auch die auffallende Rotfärbung mancher Moose und Lebermoose hat in der Membran ihren Sitz. Auf dieselbe Weise kommt auch ausnahmsweise einmal bei höheren Pflanzen Färbung von Organen zustande, so bei den violetten Wurzeln der Eichhornia crassipes, einer tropischen Wasserpflanze; für gewöhnlich aber finden sich gefärbte Membranen, wie schon bemerkt, nur im Kernholz, besonders auffallend bei den Farbhölzern, bei denen es sich um Einlagerung von Gerbstoffderivaten handelt.

Die Membranen der Pilze und Bakterien enthalten nur ausnahmsweise (z. B. bei einigen Arten von Saprolegnia und Peronospora) Zellulose. Meist bestehen sie aus einem, dem Chitin der Insekten verwandten, stickstoffhaltigen Körper. Bei manchen Flechten färben sich die Zellwände mit Jod blau, enthalten also einen stärkeartigen Stoff. Dasselbe ist bei einigen Essigbakterien der Fall.

Als Reservestoffe fungieren die dicken Zellwände des Endosperms oder der Kotyledonen in vielen Samen, besonders bei Monokotylen, wie Palmen, Liliazeen, Irideen, ferner bei manchen Myrsinazeen, Rubiazeen, Leguminosen, bei Impatiens Balsamina, Paeonia officinalis, Tropaeolum-Arten usf. Die Verdickungsschichten, welche bei der Keimung allmählich abgeschmolzen werden, bestehen nicht aus typischer Zellulose, sondern aus verschiedenen anderen Stoffen. Bei Tropaeolum, Balsamina u. a. färben sie sich z. B. mit Jod blau, woraus auf ein Amyloid geschlossen wird. Bei der

Dattel (Phoenix dactylifera) verhalten sich die außerordentlich dicken Endospermwände (Fig. 27) zwar tinktionell wie gewöhnliche Zellulose, unterscheiden sich aber in anderer Hinsicht wieder von ihr. Das Abschmelzen beim Keimen geht soweit, daß nur die primären Wandpartien übrig bleiben, so daß z. B. die sich entfaltenden Kotyledonen wieder gewöhnliche, dünnwandige Zellen besitzen. Auch die aus dick-



Fig. 27. Endospermzellen der Dattel. pl. Plasma, Z.W. Zellwand.

wandigen Zellen bestehenden Knospenschuppen mancher Bäume, z. B. der Esche, stellen Reservestoffbehälter dar. Beim Austreiben der Knospen findet ebenfalls eine allmähliche Auflösung der Verdickungsschichten statt.

Nach der Gestalt und Ausbildung der Zellen können wir verschiedene Zelltypen unterscheiden. Doch sind die nun folgenden Kategorieen rein morphologische und sagen über die Funktionen der Zelltypen nichts aus. Man kann unterscheiden:

1. Parenchymzellen. Sie sind annähernd isodiametrisch und dünnwandig und setzen das Grundgewebe des Stam-

mes, der Blätter, der Wurzeln zusammen. Sie können auch etwas langgestreckt sein, haben aber keine zugespitzten Enden.

2. Die Prosenchymzellen sind stark in die Länge gestreckt, ausgeprägt faserartig und meist an den Enden zugeschärft. Sie sind gewöhnlich dickwandig, müssen es aber nicht sein. Sie finden sich vornehmlich in den Leitgeweben und den Festigungsgeweben.

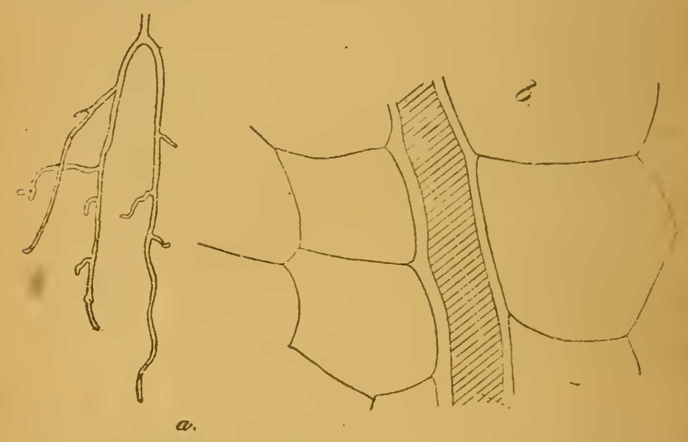


Fig. 28. Milchzellen von Euphorbia. a frei präpariertes Ende (n. Haberlandt), b ein Stück stärker vergrößert.

3. Die dickwandigen Modifikationen der beiden obigen Zelltypen kann man noch durch besondere Namen auszeichnen. So nennt man Zellen parenchymatischer Form, aber mit stark verdickten Membranen Steinzellen, sehr dickwandige prosenchymatische Elemente Sklerenchymfasern. Doch werden beide nur nach den Eigenschaften der Membran auch als Sklerenchymzellen oder Sklereiden zusammengefaßt. Schließlich kann man noch 4. die Hyphen als gewebsbildende Elemente hervorheben. Hyphen sind sehr langgestreckte, reich verzweigte, an den Spitzen fortwachsende Fäden, die entweder aus einer einzigen Zelle oder aber aus langen zy=

lindrischen Zellgliedern bestehen. Sie finden sich in typischer Form bei den Pilzen, doch sind gewisse Gewebselemente bei Algen ohne weiteres mit demselben Ausdruck zu bezeichnen. Auch die Milchzellen haben hyphenartigen Charakter.

Die Größe der Zellen ist sehr verschieden, sowohl nach dem Ort am Individuum als nach der Pflanzenart. Sehr groß sind die vielkernigen Zellen der Schlauchalgen; mit bloßem Auge erkennbar sind die blasigen Zellen des Markes vieler krautiger Pflanzen. Eine beträchtliche Länge erreichen die Milchzellen der Euphorbiazeen (Fig. 28), Apozynazeen, Urtikazeen, Asklepiadazeen. Sie werden am Vegetationspunkt angelegt und wachsen meterlang mit der Pflanze mit, können sich auch verzweigen. Sie enthalten ein Zytoplasma mit zahlreichen Zellkernen und eine wäßrige Flüssigkeit, den Milchsaft, der eine Lösung resp. Emulsion sehr verschiedenartiger Stoffe darstellt (siehe Seite 46).

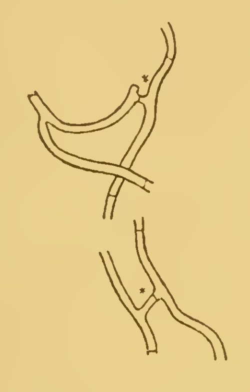
Zellen, welche keinen lebendigen Plasmakörper mehr besitzen, können als tote oder leere Zellen bezeichnet werden. Sie können entweder nur Luft oder Wasser oder Exkrete resp. Reste verschiedener Art enthalten. Leere Zellen in diesem Sinne sind z. B. die Tracheiden, die Holz- und Bastfasern, die Korkzellen, die Markzellen des Holunders (Sambucus) und andere.

b) Zellverschmelzungen.

Eine vollständige Vereinigung zweier Zellen findet im Befruchtungsprozesse statt, indem die beiden Protoplasten samt ihren Zellkernen zu einem neuen, einheitlichen, einkernigen Zellkörper verschmelzen. Die beiden sich vereinigenden Sexualzellen, die man allgemein als Gameten bezeichnen kann, können einander äußerlich völlig gleichen, oder sie sind verschieden gestaltet, wobei die Tendenz hervortritt, daß die weiblichen Sexualzellen größer und unbeweglich, die

männlichen dagegen kleiner werden und meist beweglich bleiben. Gleich gestaltete und bewegliche Gameten treffen wir bei manchen Algen, so z. B. bei Ulothrix. Die kleinen birnförmigen mit zwei Geißeln begabten, nackten Gameten schwärmen im Wasser umher, legen sich dann paarweise mit ihren Zilienenden aneinander und verschmelzen unter Schwund der Zilien zu einer einzigen Zelle, die sich alsbald mit einer Membran umgibt. Unbeweglich sind die Gameten z. B. bei Spirogyra, wenigstens nicht frei im Wasser beweglich. Die einander gegenüberliegenden Zellen zweier parallel gelagerter Algenfäden treiben Schläuche aufeinander zu; diese treten an ihren Berührungsstellen in offene Verbindung und darauf gleitet der Protoplast der einen Zelle durch den Kopulationsschlauch in die gegenüberliegende hinüber, um sich alsbald vollständig mit ihr zu vereinigen. Gewöhnlich und bei den höheren Pflanzen immer sind die Gameten morphologisch sehr verschieden. Wir haben hier kleine mit Geißeln versehene männliche Zellen, die Spermatozoen, welche durch eigene Schwimmtätigkeit zu den größeren, mit Reserven erfüllten, unbeweglichen weiblichen Eizellen hineilen und mit ihnen verschmelzen. Die letzeren sind entweder, wie bei Moosen und Farnen, in besondere Behälter (Archegonien) eingeschlossen, oder sie werden wie bei Fucus in das Wasser entlassen. Bei den Phanerogamen ist die freie Beweglichkeit der männlichen Zelle wieder verloren gegangen, auch hat sie ihren Plasmakörper eingebüßt und besteht nur noch aus einem Kern. Aus dem Pollenschlauch gleitet dieser „generative Kern“ in die Eizelle hinein. Nur bei den Zykadeen sowie bei Gingko hat sich die männliche Zelle ihre Beweglichkeit und ihre Geißeln erhalten, so daß sie aus der Pollenkammer selbständig zu dem Archegonium hinschwimmen kann. Die sexuelle Verschmelzung wird allgemein als Kopulation bezeichnet. Nur in seltenen, unter ab-

normen Bedingungen eintretenden Fällen können auch vegetative Zellkerne miteinander verschmelzen; nämlich dann, wenn ein Übertritt eines Zellkernes in seine Nachbarzelle stattfindet. Alle die folgenden Vereinigungen von Zellen sind hingegen niemals mit Kernverschmelzungen verbunden, sondern kommen nur durch Auflösung der trennenden Membran zwischen zwei Zellen zustande. Sie werden im Gegensatz zu den Kopulationsvorgängen **Fusionen** genannt.



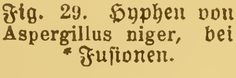


Fig. 29. Hyphen von Aspergillus niger, bei * Fusionen.

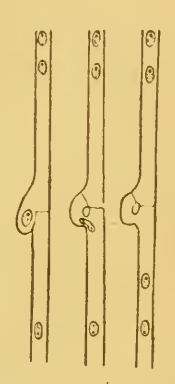


Fig. 30. Schnallenbildung bei einem Basidiomyzeten.

Durch Fusion vereinigen sich die Amöben der meisten Myxomyzeten bei der Bildung des **Plasmodiums**. Die aus den Sporen ausschlüpfenden Schwärmer wandeln sich bald zu Amöben um, diese kopulieren paarweise und die so entstehenden Amöbozygoten fließen dann in größerer Zahl zu einer amöboid kriechenden großen Plasmamasse zusammen, dem Plasmodium. Bei Pilzen sind Fusionen sehr verbreitet. Zwei sich berührende Zellfäden des Myzels können an der Berührungsstelle ihre Membranen auflösen und ihre Protoplasten miteinander vereinigen (Fig. 29). Verwickelter ist die **Schnallenbildung**, wie wir sie bei Basidiomyzeten antreffen. Die Spitzenzelle der Hyphen treibt in der Mitte oberhalb der Stelle, wo gleich darauf die Querwand angelegt werden wird, einen seitlichen Auswuchs, der sich hornartig umbiegt und wieder an die Wand anlegt. Hier tritt er mit der Zelle in offene Verbindung, während er an der

Basis durch eine Querwand abgegliedert wird. Die Fig.
zeigt die letzten Stadien dieses Vorganges. Ganz besonders
ausgeprägte Fusionen finden sich bei den Rotalgen (Rho-
dophyzeen) bei der Entwicklung des Zystokarps.

Ebenfalls durch Fusion vereinigen sich die Glieder der

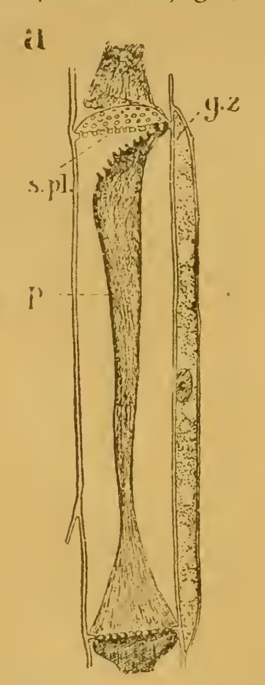


Fig. 31. Siebröhre. s. pl. Siebplatte, p Plasma, g.z Geleitzelle.

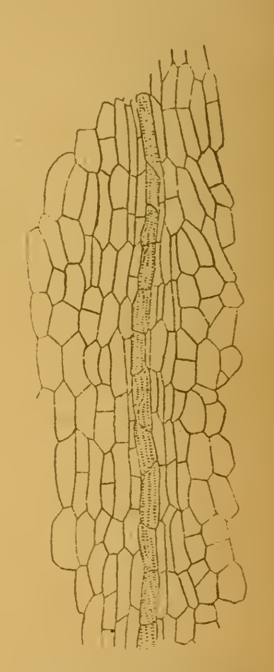


Fig. 32. Längsschnitt d. eine Dahlienknolle mit einem Gefäß.

langen Siebröhren (Fig. 31). Diese sind in jugendlichem
Zustand voneinander durch intakte Querwände getrennt.
Später bilden sich aber in diesen Löcher aus, so daß sie das
Aussehen von Siebplatten bekommen, und durch diese Löcher
treten die Protoplasten in direkte Verbindung.

Die Bildung der Tracheen, der langen wasserleitenden
Kanäle, geht in der Weise vor sich, daß die reihenweise hinter

einander liegenden Zellen die trennenden Querwände total auflösen. Dann aber sterben die Protoplasten der Gliederzellen ab und verschwinden, ohne eine Spur zu hinterlassen, so daß leere, lange Kanäle resultieren (Fig. 32). Gelegentlich werden aber auch die Querwände nur partiell durchbrochen; es bleiben parallele Stäbe übrig, die je nach der Lage der Querwand rostartig oder leiterartig aussehen.

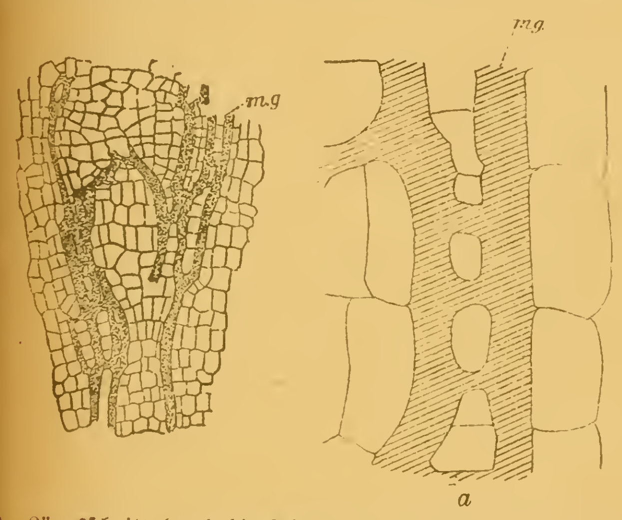


Fig. 33. Längsschnitt durch die Schwarzwurzel (Scorzonera hispanica). a stärker vergrößert, m.g. Milchgefäße.

Die Entstehung der Milchgefäße ist insofern derjenigen der Wassergefäße ähnlich, als auch hier eine vollständige Auflösung trennender Wände stattfindet, doch bleiben die dergestalt fusionierenden Protoplasten samt ihren Kernen lebendig. Nicht nur reihenweis hintereinander liegende Zellen fusionieren auf diese Weise, sondern es werden auch seitliche Anastomosen angelegt, so daß das Milchgefäßsystem ein sehr reich verzweigtes Netzwerk darstellt (Fig. 33). Der Unterschied gegen die Milchzellen besteht darin, daß die Milchge-

fäße aus vielen Zellen entstanden sind, während die Milch-
zellen nur den Wert einer einzigen Zelle besitzen. Der In-
halt der Milchgefäße, die sich bei den Papaverazeen, vielen
Kompositen, den Kampanulazeen, Konvolvulazeen finden
ist im allgemeinen dem der Milchzellen ähnlich.

In dem Wasser, das den größten Teil des Milchsaftes
ausmacht, sind zum Teil gelöst, zum Teil emulgiert in Ge-
stalt kleiner Tröpfchen, Körnchen eine große Zahl verschiedener
Stoffe enthalten, als Gummi, Harze, Kautschuk, Guttapercha,
Fette, Gerbstoffe, Zucker, Salze, Enzyme, Alkaloide, Stärke-
körner. Der Gehalt an Kautschuk bezw. Guttapercha bedingt
den hohen technischen Wert dieser Säfte. Der geronnene
Milchsaft vom Ficus elastica, Hevea brasiliensis stellt den
Rohkautschuk dar. Guttapercha stammt von verschiedenen
Palaquium-Arten. Im Milchsaft des tropischen Fruchtbaumes
Carica Papaya ist ein stark wirkendes proteolytisches Enzym
enthalten; der geronnene Milchsaft vom Papaver somniferum
ist das Opium, aus dem Morphium gewonnen wird; im
Milchsaft des Upasbaumes (Antiaris toxicaria) ist ein hef-
tiges Gift enthalten.

B. Gewebelehre.

Der Körper der einfachsten Pflanzen besteht nur aus
einer einzigen Zelle. Zu diesen Einzelligen gehören z. B.
die Bakterien, viele Zyanophyzeen, die Diatomeen, Des-
midiazeen u. a. m. Nach der Teilung trennen sich die Indi-
viduen alsbald, so daß die Teilung zugleich eine Vermehrung
darstellt. Bei anderen Algen aber bleiben die Tochterindi-
viduen nach der Teilung aneinander hängen, doch ist dieser
Verband zunächst noch locker, so daß die einzelnen Indivi-
duen leicht wieder frei werden können, jedenfalls aber in
isoliertem Zustande weiter wachsen und sich teilen können.

Wird der Verband fester und nimmt gleichzeitig die Selbständigkeit der einzelnen Zellen ab, so geht der Begriff des Individuums allmählich von der einzelnen Zelle auf den ganzen Komplex über, und solche Pflanzen heißen dann vielzellige Pflanzen. Auf diese Weise entstehen primitive Gewebe, die aber bei den einfachsten, nur aus einfachen oder verzweigten Zellfäden bestehenden Algen und Pilzen kaum schon diesen Namen verdienen. Erst wenn die Zellen an mehr als einer Flanke aneinander hängen, wenn also flächenförmige oder bei noch mehr Berührungsflächen zweischichtige und schließlich mehrschichtige Komplexe sich herausbilden, hat die Bezeichnung „Gewebe" einen Sinn.



Fig. 34. Pseudoparenchym des Mykorrhizenpilzes der Buchenwurzel, Flächenansicht.

Wie schon bemerkt, entstehen die Gewebe dadurch, daß die Anfangszelle sich durch Teilung verdoppelt, die Tochterzellen ihrerseits sich wieder teilen und diese Vorgänge sich in den Deszendenten fortsetzen, während alle Zellen aneinander hängen bleiben. Eigentliche Gewebe würden dann entstehen, wenn die neuen eingeschalteten Zellwände sich nicht immer nur an die primären, sondern auch an die neugebildeten sekundären Wände ansetzen. Im ersten Falle müssen immer nur fädige Gebilde resultieren. Jedoch können auch diese Gewebe bilden, wenn auch auf einem ganz anderen Wege. Sie können sich eng aneinander legen resp. sich miteinander verflechten und an den Berührungsstellen miteinander ver-

wachsen (Fig. 34). Auf diese Weise entstehen die Gewebe der Hutpilze, der Flechten, der Sklerotien, des Mutterkornes und anderer Pilze. Der Verband dieser eng verflochtenen Hyphen kann so eng sein, daß ein solches Gewebe sich auf dem Querschnitt nicht von einem auf die übliche Weise durch Fächerung entstandenen unterscheiden läßt.

In ganz ähnlicher Weise kommen bei einer ganzen Anzahl von marinen Algen Gewebe durch Verflechtung resp. Zusammenschluß fädiger Elemente zustande, so vor allem bei den Florideen und den Kodiazeen. In einem einfachen Falle, z. B. bei Ceramium wird das Gewebe der Achse dadurch gebildet, daß der aus reihenweise angeordneten, größeren Zellen bestehende Achsenfaden von fädigen Seitenästen der Wirtel umwachsen wird, die sich fest mit ihm und miteinander vereinigen. Solche unechten Gewebe, oder Pseudoparenchyme bilden immerhin Ausnahmen; die Regel ist, daß Gewebe durch Zellteilung entstehen.

Höhere morphologische Gliederung ist nicht immer mit Gewebebildung verbunden, wie das Beispiel einiger Algen zeigt. So besitzt z. B. die marine Siphonee Caulerpa ein im Schlamm kriechendes Rhizom, an dem Büschel von Rhizoiden und blattartige, aufrechte, der Assimilation dienende Gebilde entspringen. Trotzdem der Pflanzenkörper ansehnliche Größe erreicht, ist doch keine Fächerung in einzelne Zellen eingetreten, sondern die ganze Pflanze stellt eine vielkernige, behäutete Zelle dar.

a) Zellvermehrung.

Bei der Zellteilung kann man zwei Phasen unterscheiden, nämlich die Teilung des Zellkernes und die Teilung des Protoplasmas. Beide brauchen nicht in engen Beziehungen zueinander zu stehen.

Die Kernteilung kann auf eine einfache und eine kompli-

ziertere Art vor sich gehen. Die erste Art, die direkte Kernteilung oder Amitose oder Fragmentation, ist sehr selten und findet sich nur unter ganz besonderen Verhältnissen besonders in alten Zellen, die keine weitere Zukunft mehr haben. Der Kern teilt sich einfach in zwei Hälften, ohne daß in ihm oder im Plasma besondere Strukturen sichtbar



Fig. 35. Kern- und Zellteilung einer vegetativen Zelle. a—b Prophase, c—f Metaphase, g—h Anaphase.

werden. Eine Zellteilung pflegt sich nicht anzuschließen, so daß durch die Fragmentation mehrkernige Zellen entstehen. Solche Amitose findet sich z. B. im Mark verschiedener Pflanzen, in den Tapetenzellen der Antheren während der Anlage der Pollenkörner, vor allem in den großen Internodialzellen von Chara.

Eine weit größere Bedeutung hat die indirekte Kernteilung oder Mitose oder Karyokinese. Sie ist als die eigent-

liche Vermehrungsart der Kerne anzusehen. Der Vorgang verläuft nicht in allen Gruppen des Pflanzenreiches nach demselben Schema, ist aber überall durch das Auftreten von fädigen Strukturen sowohl im Kern als auch im Plasma gekennzeichnet. Bei höheren Pflanzen durchläuft die Kernteilung die folgenden Stadien (Fig. 35), die sich in drei Gruppen teilen lassen, nämlich in die vorbereitenden Stadien, die Prophase, diejenigen, während welcher die Trennung der Kernelemente erfolgt, die Metaphase, und schließlich die Stadien, welche auf diese Trennung folgen und zur Bildung zweier fertiger Kerne führen, die Anaphase.

Prophase: Die Inhaltssubstanz des Kernes verdichtet sich und zieht sich zu einem dicken, langen, die Kernhöhle in Windungen durchsetzenden Faden zusammen. Das ist das Spiremstadium. Der Nukleolus resp. die Nukleolen sind noch erhalten. Der Spiremfaden zerfällt dann in eine Zahl meist gleichlanger Stücke, die als Chromosomen bezeichnet werden. Die Zahl der Chromosomen ist im allgemeinen innerhalb einer Art konstant, kann aber bei verschiedenen Arten von Pflanzen sehr bedeutend schwanken. Es gibt Pflanzen mit 8 und solche mit über 100 Chromosomen. Von den Chromosomen nimmt man an, daß sie auch während des nicht teilungstätigen Kernes in einer zwar individualisierten, aber mikroskopisch nicht erkennbaren Weise persistiert haben. Bei einigen Objekten haben sich sogar Anzeichen für diese getrennte Existenz während des Ruhestadiums des Kernes finden lassen, indem man etwas dichtere Partien im Kernraum nachwies, die in derselben Anzahl wie die Chromosomen vorhanden waren. Man nennt sie Prochromosomen. Während sich die Chromosomen aus dem Kernfaden bilden, entstehen auch außerhalb des Kernes im Plasma Veränderungen. Es zeigt sich hier an beiden durch die Längsstreckung der Mutterzelle gegebenen Polen je eine

aus feinen Fäden bestehende, auf einen Punkt zentrierte Kappe. Diese sogenannten Polkappen stellen die erste Anlage der Spindel dar.

Metaphase: Das Kernkörperchen verschwindet, und die Kernwand wird aufgelöst. Die Spindel hat sich zu ihrer ganzen Größe gestreckt und besteht jetzt aus zwei in die Kernhöhle hineinstrahlenden, von zwei gegenüberliegenden Punkten ausgehenden Faserbüscheln. Die Chromosomen haben sich derweile längs gespalten. Diese Spaltung ist der wichtigste Vorgang der Karyokinese. Die Teilhälften der Chromosomen bewegen sich jetzt auseinander, so daß man bald aus dem anfänglichen Gewirr zwei Gruppen sich heraussondern sieht, welche nach den beiden Polen zu wandern. Die Spindelfasern sollen bei dieser Wanderung angeblich wie Zugfasern wirken, indem sie sich an die Chromosomen ansetzen. So gleiten die Tochterchromosomen auf die Pole zu.

Anaphase: Nachdem sie hier angelangt sind, ballen sie sich zu einer klumpigen Masse zusammen, die Chromosomen treten durch Fortsätze miteinander in Verbindung, und es entwickelt sich allmählich wieder der feine retikuläre Bau des Kernes mit der gleichmäßigen, feinen Verteilung des Kernplasmas. Es taucht auch ein neuer Nukleolus resp. mehrere auf, und die Tochterkerne umgeben sich mit einer neuen Membran. Der Spindelrest schwillt eigentümlich tonnenförmig an.

Während der Anaphase bereitet sich auch die Zellteilung vor, die sich bei einkernigen Zellen an die Kernteilung anzuschließen pflegt. Sie besteht in einer Spaltung des Zellleibes und Ausscheidungen der Membran in den Spalt. Diese neue Membran ist äußerst dünn und besteht vorwiegend aus Pektin. Die Spaltung des Zellkörpers und Anlage der Scheidewand erfolgt gewöhnlich simultan, d. h. an der ganzen Trennungslinie entlang gleichzeitig, wobei der Spindelrest sich so weit aufbläht, daß er an die Membran der

Mutterzelle anstößt. An älteren Zellen jedoch, die einen größeren Saftraum besitzen, schreitet die Scheidewandbildung von einer Seite gegen die andere zu fort, erfolgt also sukzedan. Dabei wandern die beiden Tochterkerne, samt dem sie verbindenden Spindelrest in eine gemeinsame Plasmaansammlung gebettet, von einer Wand zu der anderen. Bei der Alge Spirogyra verläuft die Wandbildung ebenfalls sukzedan, aber ohne Beteiligung der Kernteilungsfigur. Es springt hier eine ringförmige Leiste vor, die allmählich nach innen zu wächst und sich zuletzt zu einer Querwand zusammenschließt. In ähnlicher Weise entsteht auch die Querwand bei den vielkernigen Zellen der Algen und Pilze, bei denen sie natürlich ganz unabhängig von den Kernteilungen ist. Sehr eigentümlich ist die Wandbildung bei der Alge Oedogonium; hier entsteht nach der Kernteilung zwischen den beiden Tochterkernen eine Zellplatte, welche aber nicht sogleich mit der Wand der Mutterzellen in Verbindung tritt, sondern durch Wanderung des ganzen Plasmakomplexes samt den beiden Kernen nach dem oberen Teil der Zelle geführt wird und erst jetzt an die Mutterwand anwächst.

Die Kernteilungsvorgänge lassen sich in ihren Einzelheiten nur an fixierten, gefärbten und mit dem Mikrotom geschnittenen Präparaten verfolgen. Die Technik sei an dieser Stelle im Prinzip kurz dargestellt. Die Objekte, z. B. Wurzelspitzen, werden in einer möglichst plötzlich tötenden und rasch eindringenden Lösung getötet, oder wie es heißt, fixiert. Als Fixierungsflüssigkeit wird besonders gern ein Gemisch von Eisessig, Chromsäure und Osmiumsäure angewandt (doch leistet auch 75% Alkohol schon gute Dienste). Sodann werden die Objekte ausgewaschen und in Alkohol von steigender Konzentration gehärtet und wasserfrei gemacht. Darauf werden sie über Chloroform oder Xylol in Paraffin übergeführt und verweilen hier so lange, bis das Paraffin das flüchtige Chloro-

form resp. Xylol ganz verdrängt hat. Die Objekte halten sich während dieser Periode natürlich in einem Thermostaten bei höherer Temperatur (56° C) auf. Das Paraffin wird dann samt den in ihnen enthaltenen und von ihnen vollkommen durchtränkten Objekten ausgeformt. Um die letzteren werden dann kleine Würfel herausgeschnitten und dann auf dem Mikrotom in 5 bis 10 μ dicke Schnitte zerlegt. Die Schnittbänder werden auf Objektträger geklebt, das Paraffin durch Xylol herausgelöst, und nachdem das letztere durch Alkohol verdrängt ist, können die Präparate mit Farblösungen behandelt werden. Als solche erfreuen sich Hämatoxylinlösungen sowie die nacheinander angewandten drei Farben Safranin, Gentianaviolett und Orange besonderer Beliebtheit. Über Nelkenöl wird schließlich in Kanadabalsam eingeschlossen.

Im Leben sind von den Kernteilungsvorgängen nur die groben Umrisse zu beobachten. Man kann aber an geeigneten Objekten, z. B. den ganz jungen Staubfadenhaaren von Tradescantia virginica das Dichterwerden des Kernes, das Auftreten von Chromosomen und das Auseinanderweichen derselben ganz gut verfolgen. Der ganze Vorgang der Zellteilung verläuft an diesem Objekt etwa in 100 Minuten.

Bei der Entstehung von Schwärmsporen oder Gameten in Sporangien resp. Gametangien werden nach anfänglicher lebhafter Vermehrung der Kerne keine Membranen angelegt, vielmehr sondern sich um jeden Kern kleine nackte Plasmapartien aus der Grundmasse heraus, die dabei gewöhnlich nicht ganz verbraucht wird. In ähnlicher Weise geht auch die Bildung der Sporen in dem Askus der Askomyzeten vor sich. Nachdem durch Teilung acht Kerne entstanden sind, wird um jeden aus der plasmatischen Grundmasse des Schlauches eine ovale Plasmapartie herausgeschnitten, wo-

bei wiederum nicht alles Plasma aufgebraucht wird. Doch umgeben sich diese acht Zellen alsbald mit Membranen. Man bezeichnet diese Art der Zellbildung, die also nur in bestimmten Fällen eintritt, als freie Zellbildung.

Bei der Bildung des Endosperms der Angiospermen tritt Vielzellbildung ein. In der großen Embryosackzelle teilt sich der Embryosackkern; die Tochterkerne teilen sich rasch wieder, und die Nachkommen fahren in derselben Weise fort, so daß bald eine große Menge Kerne entsteht, die aber nicht durch Wände getrennt sind. Sie verteilen sich in den Wandbelag des inzwischen herangewachsenen Embryosackes in regelmäßigen Abständen voneinander; und nun beginnt, an gewissen Stellen anfangend und von da fortschreitend, die Wandbildung zwischen den Kernen, wobei zwischen ihnen Faserbüschel von der Art des Spindelrestes auftreten. Auf diese Weise wird bald der ganze Wandbelag in ein kontinuierliches Gewebe verwandelt und zwar restlos. Später teilen sich die Zellen in der üblichen Weise weiter, und das Gewebe kann von der Peripherie nach der Mitte vordringend schließlich die ganze Höhlung des Embryosacks ausfüllen. Bei den meisten Gymnospermen entsteht bei der Embroentwicklung aus der befruchteten Eizelle durch Teilung des Eikernes und seiner Abkömmlinge eine größere (bei Cycas über 1000) oder kleinere Zahl freier Kerne, die sich gleichmäßig verteilen. Erst später wird dann das zwischen ihnen befindliche Plasma gefächert.

Bei denjenigen niederen Pflanzen, bei denen neben dem Kern ein Zentrosom vorhanden ist, wie bei Lebermoosen und Algen, z. B. bei Fucus, teilt sich dieses in der Anaphase der Teilung, und die Tochterzentrosomen werden zum Ausgangspunkt von strahligen, in das Plasma sich erstreckenden Strukturen. Diese beiden Systeme rücken auseinander, bis sie sich gegenüberstehen, zwischen ihnen bildet sich eine Spin-

del aus, und die übrigen Phasen verlaufen im wesentlichen analog den oben geschilderten.

Wie oben bemerkt wurde, ist die Zahl der Chromosomen für eine Pflanzenart eine bestimmte. Da nun die Initialzelle des Individuums, die Eizelle, aus der Verschmelzung von zwei Zellen hervorgegangen ist, müßte sich die Zahl der Chromosomen in jeder folgenden Generation verdoppeln. Dies ist jedoch nicht der Fall, die Chromosomenzahl bleibt die gleiche, und daraus folgt, daß irgendwo im Laufe der Entwicklung eine Verminderung der Chromosomenzahl eintreten muß. Der Zeitpunkt dieser Reduktion ist nicht bei allen Pflanzentypen der gleiche, für die höheren Pflanzen, die allgemein einen Generationswechsel besitzen, von den Peridophyten an aufwärts, vollzieht sie sich bei der Anlage der Sporen, d. h. an dem Anfang der geschlechtlichen Generation (des Gametophyten). Die Sporen entstehen aus Sporenmutterzellen durch zwei Teilungsschritte, bilden also Vierergruppen (Tetraden). Bei der ersten Teilung nun werden die Chromosomen als ganze verteilt ohne Spaltung, wodurch die ersten beiden Teilprodukte je die halbe Zahl an Chromosomen bekommen (Reduktionsteilung). Die folgende Teilung ist dann wieder die übliche. So entstehen 4 Sporen mit der halben Chromosomenzahl. Auch der aus den Sporen entstehende Gametophyt besitzt demnach nur Halbkerne, ist haploid. Auch die Gameten, die er ausbildet, also die Spermatozoïden (resp. generativen Kerne) und die Eizellen, haben haploide Kerne. Indem sie bei der Befruchtung sich vereinigen, entsteht wieder ein Kern von der doppelten Zahl, ein diploider Kern, der dann bei allen nun folgenden Teilungen diese Zahl behält. Auf diese Weise besitzen sämtliche Kerne des aus der Eizelle sich entwickelnden Sporophyten die Doppelzahl, und diese Generation wird die diploide Generation genannt. Man nimmt an, daß während des individuellen Lebens die im

Befruchtungsakt zusammengeführten väterlichen und mütterlichen Chromosomen sich nicht vollständig vereinigen, sondern nebeneinander bestehen bleiben. Erst bei der Vorbereitung zur Tetradenteilung treten sie in innigeren Wechselverkehr, tauschen vielleicht Bestandteile aus, trennen sich aber bei der Reduktionsteilung wieder voneinander.

Auch die Chromatophoren vermehren sich, wie bereits (Seite 15) erwähnt wurde, durch Zweiteilung (Fig. 5), die

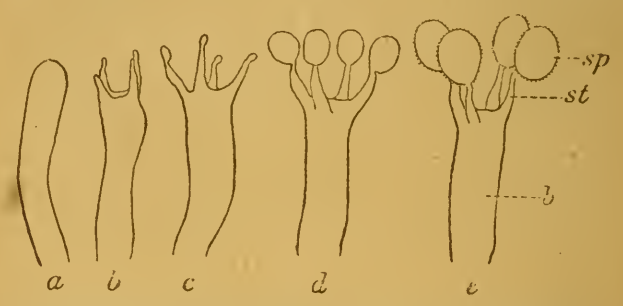


Fig. 36. Entwicklung der Basidiosporen von Corticum amorphum: b Basidie, sp Spore, st Sterigmen (z. T. nach de Bary).

nach der Art der direkten Kernteilung ohne auffällige Veränderung ihrer Struktur einfach in einer Durchschnürung besteht. Da die männlichen Zellen keine Chromatophoren besitzen, stammen (wenigstens bei den höheren Pflanzen) alle Chromatophoren von den in der Eizelle enthaltenen farblosen Anlagen ab.

Eine abweichende Art der Zellvermehrung bildet ein Vorgang, der sich bei Pilzen findet und den man als Sprossung bezeichnet. Bei der Hefe z. B. (Sacharomyces) wandert der Kern an die Peripherie und zieht sich hier zu einem hantelförmigen Gebilde aus. Gleichzeitig sproßt ein kleiner Auswuchs an dieser Stelle aus der Mutterzelle hervor, in den das eine Ende des Kernes hineintritt. Indem nun der Isthmus allmählich verschwindet und der Auswuchs sich

gegen die Mutterzelle abgrenzt, entsteht eine Tochterzelle, die weiterhin zur Größe der Mutterzelle heranwächst und ihrerseits sich auf dieselbe Weise vermehrt. Ganz ähnlich verläuft bei den Basidiomyzeten die Bildung der Basidiosporen (Fig. 36). Die junge Basidie ist einkernig, dann entstehen durch Teilung vier Kerne. Diese wandern in die vier an der Spitze herauswachsenden Sterigmen und von da in die an der Spitze dieser Sterigmen als Anschwellungen sich anlegenden Sporen hinein. Die Sporen werden schließlich von der kernlos gewordenen Basidie abgegrenzt.

b) Plasmodesmen.

Durch die Ausbildung der trennenden Scheidewand, bei der Zellteilung geht der lebendige Zusammenhang der Protoplasten nicht verloren. Es werden wahrscheinlich bei der Anlage der Scheidewand bereits sehr feine Lücken ausgespart, durch welche hindurch sich feine Verbindungsfäden erstrecken. Sie bleiben weiterhin bei der Erstarkung und weiteren Verdickung der Zellmembran erhalten.

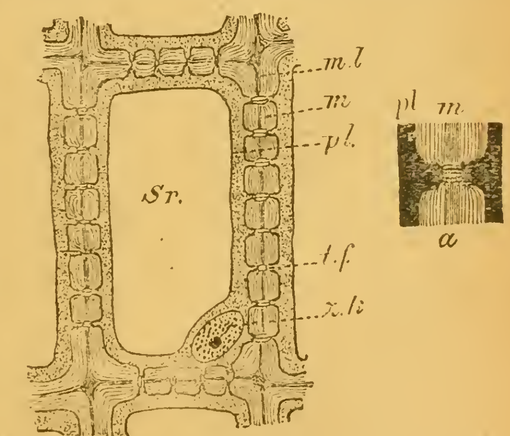


Fig. 37. Zelle mit Plasmodesmen, schematisch, Sr. Saftraum, pl. Plasma, m Membran, m.l Mittellamelle, t.f. Tüpfelfüllung, z.k Zellkern. a ein Stück stärker vergrößert.

Da wo sie deutliche Tüpfel ausbildet, sind diese die Stellen, wo die Verbindungsfäden hindurchgehen (Fig. 37). Auf beiden Seiten tritt zunächst der Protoplast in die Vertiefung

hinein und füllt sie mit einem Fortsatz aus. Zwischen diesen beiden gegenüberstehenden Fortsätzen erstrecken sich dann die feinen Fäden und durchsetzen die Schließhaut des Tüpfels. Man bezeichnet diese feinen vornehmlich die Schließhäute der Tüpfel, aber auch an anderen Stellen die Membranen durchsetzenden Fäden als Plasmodesmen. Sie verbinden die sämtlichen Protoplasten eines Pflanzenindividuums zu einer lebendigen Einheit und spielen sowohl beim Stoffaustausch, ganz besonders aber bei der Leitung von Reizen eine wichtige Rolle. Durch die Entdeckung der Plasmodesmen verwischt sich der Unterschied zwischen einzelligen und vielzelligen Pflanzen. Das ganze Individuum ist auch dann, wenn eine Fächerung eintritt, im Grunde nur eine einheitliche Plasmamasse, die auch bei den Gestaltungsvorgängen als solche wirksam ist.

Im Leben ist von den Plasmodesmen nichts zu beobachten. Werden jedoch die Wände durch Schwefelsäure zur Quellung gebracht, so kann man sie nach geeigneter Färbung mit starken Systemen als sehr feine Fäden verfolgen. Plasmodesmen werden auch neu gebildet an solchen Stellen, wo Verwachsungen eintreten, wie z. B. an der Pfropfstelle zwischen den Zellen der Pfropfsymbionten.

c) Interzellularen.

Entsprechend der Anlage der Scheidewände sind in jugendlichen Geweben z. B. an den Vegetationspunkten die Zellen ohne Zwischenräume eng miteinander verbunden. Später ändert sich dies, indem schon ziemlich dicht hinter den embryonalen Zonen die Zellen etwas auseinanderweichen. Es entstehen so Lücken im Gewebe, welche man als Interzellularräume bezeichnet (Fig. 38). Die partielle Loslösung beginnt von den Ecken her, indem die Wände in der Mittellamelle eine längere oder kürzere Strecke weit aufspalten. Auf dem Querschnitt sieht man infolgedessen an den Stellen,

wo die Ecken der Zellen aneinander stoßen, je nach ihrer Zahl drei- oder viereckige kleine Räume, die, entsprechend der Konvexität der angrenzenden Zellen, durch leicht konkave Linien eingeschlossen werden und auf die Weise selbst dann, wenn sie bedeutendere Größe erreicht haben, leicht von den Zellräumen unterschieden werden können. Auf dem Längsschnitt präsentieren sie sich als längs zwischen den Zellen ver-

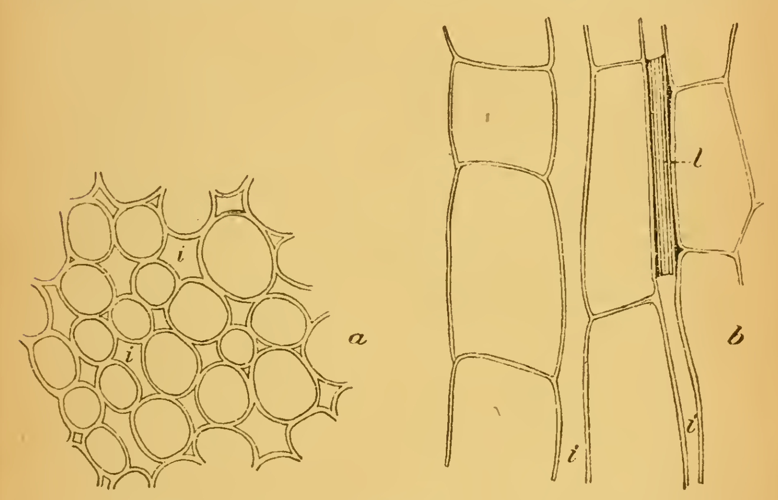


Fig. 38. Interzellularen (i), a ein Querschnitt, b ein Längsschnitt, l Luftsäulchen.

laufende Kanäle. Die Interzellularen sind mit Luft erfüllt, und indem sie alle untereinander kommunizieren, entsteht ein die ganze Pflanze durchziehendes System von Luftkanälen, das für den Gasverkehr der Pflanze von hervorragender Bedeutung ist. Indem die an einen Interzellularraum stoßenden Wände weiter wachsen und sich die Zellen teilen, können in bestimmten Fällen die Luftlücken sich ganz erheblich vergrößern. Das ist bei vielen Wasserpflanzen der Fall, deren Stengel resp. Blattstiele von sehr weiten, schon mit

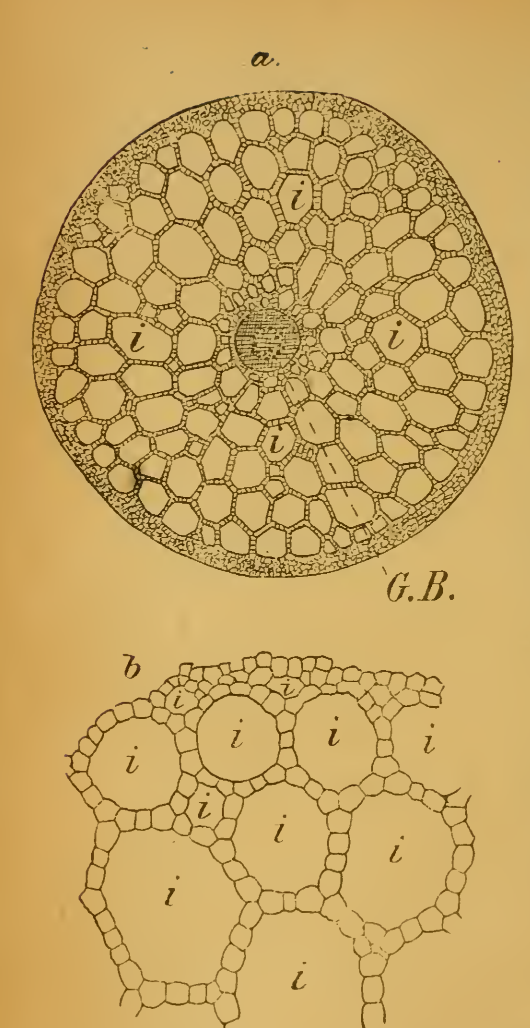


Fig. 39. a Querschnitt durch den Stengel von Hippuris vulgaris, i Interzellularen, B. G. Gefäßbündel, b ein Stück stärker vergrößert.

bloßem Auge wahrnehmbaren Luftschächten durchzogen sind (Fig. 39). Im Schwammparenchym der Blätter werden die Luftlücken durch armartiges Auswachsen der Parenchymzellen vergrößert, im Mark der Binsen (Juncus) sind diese Arme sehr regelmäßig strahlig angeordnet, so daß auf dem Querschnitt das Bild eines Sternparenchyms zustande kommt (Fig. 40).

Der typische Inhalt der Interzellularen ist Luft, doch können sie auch als Behälter für Sekrete dienen und werden zu diesem Zwecke besonders ausgestaltet. Runde, rings geschlossene Räume stellen die Ölbehälter dar, welche als punktförmige, durchschei-

nende Gebilde in den Blättern der Guttiferen (z. B. bei Hypericum), Myrtazeen u. a. auffallen. Die Wandung dieses kugligen Hohlraumes (Fig. 41) ist von flachen Sekretzellen ausgekleidet, welche das Sekret in die Höhlung ausscheiden. Auf dieselbe Weise kommen die Kanäle zustande, wie sie z. B. die Koniferen durchziehen (Fig. 42). Der Gang ist wiederum von einer aus Sekretzellen bestehenden Tapete

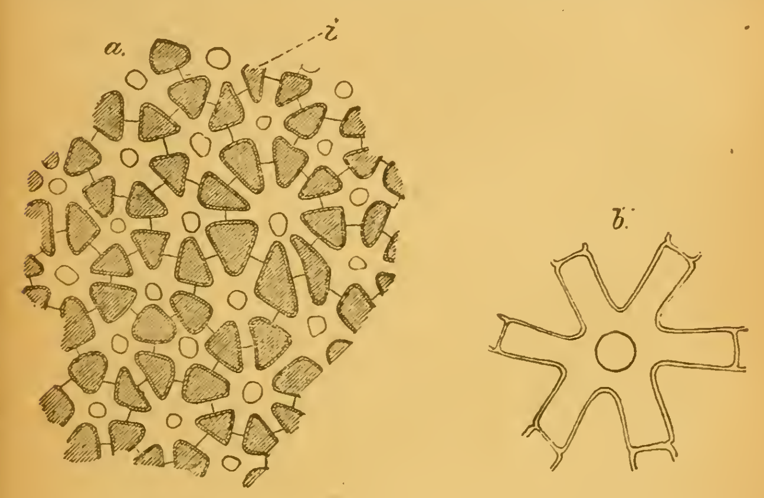


Fig. 40. Sternparenchym von Juncus, i Interzellularen, b eine Zelle.

ausgekleidet und ist meist noch durch eine Scheide sklerenchymatischer Zellen ausgesteift. Diese Scheide fehlt den ganz nach derselben Weise gebildeten Kanälen des Efeus (Fig. 43). Der Inhalt der Sekretgänge besteht bei den Koniferen, Anakardiazeen, Dipterokarpazeen aus Harz, bei den Umbelliferen aus ätherischem Öl, bei Zykadeen und Araliazeen aus Schleim oder Gummi.

Alle die oben geschilderten Hohlräume entstehen dadurch, daß die angrenzenden Zellen auseinanderweichen. Man nennt sie deshalb schizogene Hohlräume. Nun können aber

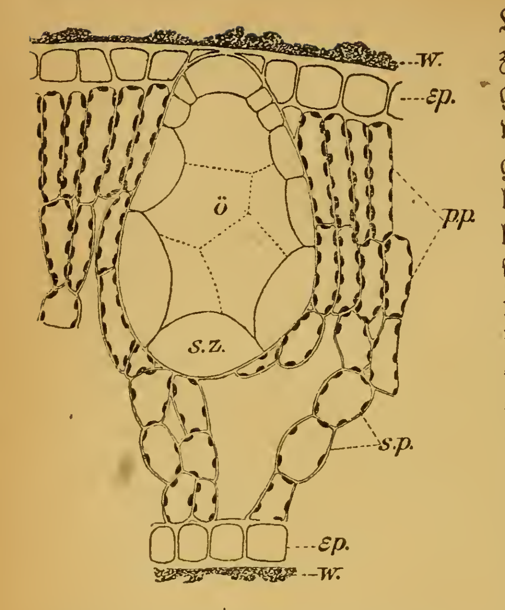


Fig. 41. Querschnitt durch das Blatt von Eucalyptus globulus. ö Ölbehälter, s. z. Sekretzellen, w Wachs, ep. Epidermis, p.p Palisadenparenchym, s.p. Schwammparenchym.

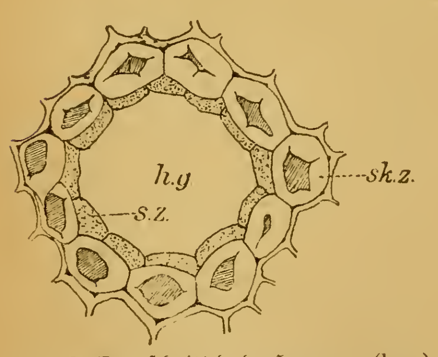


Fig. 42. Querschnitt d. d. Harzgang (h. g.) einer Kiefernadel, s. z. Sekretzellen, sk.z. Sklerenchymzellen.

Lücken auch dadurch zustande kommen, daß ganze Zellen aufgelöst werden und dadurch der geschlossene Zusammenhang des Gewebes unterbrochen wird. Dergestalt gebildete Räume nennt man lysigen. Sie können wiederum verschiedenen Inhalt besitzen. Luft führen z. B. die großen Hohlräume, die in dem Stengel von verschiedenen Pflanzen durch Zerreißen und Vertrocknen des Markgewebes entstehen. Die Höhlung der Grashalme, der Labiaten- und Umbelliferensprosse usw. sind schizogenen Ursprungs. Auch Sekretbehälter können in solcher Weise zustande kommen, wie z. B. bei den Rutazeen. Hier wird bei der Entwicklung der Öldrüsen das gesamte, aus den sekretorisch tätigen Zellen bestehende zentrale Drüsengewebe aufgelöst, und es sammelt

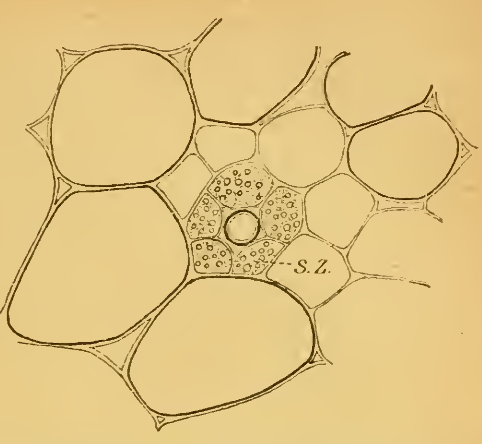


Fig. 43. Harzgang von Hedera Helix, s. z. Sekretzellen. Im Kanal ein Sekrettropfen

sich nun das Öl aus den obliterierten Zellen in großen Tropfen in der Höhle an. Ganz besonders groß sind diese mit ätherischem Öl erfüllten lysigenen Drüsenräume in der Schale der Orange (Citrus Aurantium) (Fig. 44), wo sie schon äußerlich durch vorspringende Buckel auffallen.

d) Gewebekategorien.

Nach rein anatomischen Gesichtspunkten lassen sich die Gewebe entsprechend der Eigenart der sie zusammensetzenden Zellen in gewisse Kategorien bringen.

Man bezeichnet als **Parenchym** ein Gewebe (Fig. 45), welches aus nicht auffallend dickwandigen und annähernd isodiametrischen, jedenfalls nicht ausgeprägt faserartigen Zellen zusammengesetzt ist. Gewebe, welche aus langgestreckten, faserartigen, an den Enden zugespitzten Zellelementen bestehen, heißen **Prosenchym**.

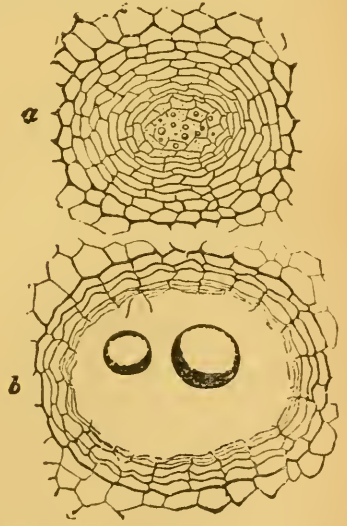


Fig. 44. Ölbehälter aus der Orangenschale, a jung, b entwickelt (nach Tschirch).

Unter **Sklerenchym** versteht man ein Gewebe, dessen Zellen allseitig stark verdickte Membranen aufweisen, während ein **Kollenchym** aus kollenchymatisch verdickten Zellen besteht, d. h. also aus solchen, welche nur in den Winkeln Verdickungsleisten ausgebildet haben. Solche Kollenchyme besitzen noch Wachstums- und Teilungsfähigkeit, die natürlich dem Sklerenchym meist abgehen.



Fig. 45. Randpartie eines Moosblattes (Mnium undulatum) pros. Prosenchym, par Parenchym.

In Hinblick auf die Hauptfunktionen lassen sich die Gewebe in verschiedenene Systeme einordnen. Doch ist die Abgrenzung nicht immer scharf, und oft kann ein und dasselbe Gewebe sehr verschiedene Funktionen gleichzeitig ausüben, oder es kann dieselbe Funktion von verschiedenen Gewebearten versehen werden.

Alle Gewebe entstehen in letzter Linie aus der Eizelle. Es findet jedoch nicht, wie es für die Tiere charakteristisch ist, eine durch die ganze Masse des Körpers verlaufende und schließlich zu einem normal nicht weiter entwicklungsfähigen Endzustand führende Entwicklung statt, sondern Neubildung und Differenzierung beschränkt sich auf gewisse Gewebepartien, die fortlaufend arbeiten können, solange die Pflanze lebt. Wir gelangen somit zur Unterscheidung von Teilungsgeweben oder **Meristemen**, in welchen fortdauernd noch Zellteilung und Differenzierung vor sich geht, und **Dauergeweben**, die in einen fertigen, nicht weiter veränderlichen

Zustand übergegangen sind. Diejenigen Bildungsgewebe, welche sich in direkter Deszendenz von der Eizelle herleiten, gewissermaßen fortdauernd ausgesparte embryonale Partien bleiben, heißen Urmeristeme oder primäre Meristeme. Die Vegetationspunkte der Wurzel und des Sprosses sind solche Urmeristeme. Nicht sämtliche von ihnen gebildete Gewebe gehen in den Dauerzustand über. Gewisse Teile können vorläufig in dem embryonalen Zustande verharren und treten erst später und entfernt von den Vegetationspunkten in Tätigkeit, so das zwischen dem Phloëm und dem Xylem der Gefäßbündel eingeschaltete faszikulare Kambium und die Achselknospenvegetationspunkte, die gewissermaßen kleine, durch das Wachstum des Sprosses abgesprengte Teile des Sproßscheitels darstellen. Den primären Meristemen stehen die sekundären oder Folgemeristeme gegenüber. Sie entstehen nicht in direktem Anschluß an das Urmeristem, sondern dadurch, daß in bereits differenziertem Gewebe nachträglich Zellkomplexe in den embryonalen Zustand zurückkehren, reicheren Plasmagehalt erwerben und von neuem lebhafte Teilungs- und Bildungstätigkeit entfalten. Solche sekundäre Meristeme sind z. B. die Korkkambien welche an älteren Stämmen unterhalb der absterbenden Epidermis im Rindengewebe auftreten, das beim Dickenwachstum sich an das faszikulare Kambium anschließende und dieses zu einem Zylinder ergänzende interfaszikulare Kambium, sowie das Kambium im Stamme der Drazänen. Auch z. B. die auf den Blättern der Begonien auftretenden Adventivknospen verdanken ihren Ursprung sekundär-meristematischen Bildungsherden.

Die Meristeme bestehen aus gleichartigen, parenchymatischen Zellen, welche ziemlich klein sind. Sie sind von dünner Membran bekleidet und schließen lückenlos aneinander. Das Plasma ist sehr dicht, die Kerne ziemlich groß und kugelig, größere Vakuolen fehlen, desgleichen besondere Inhalts-

stoffe. Bei zunehmender Entfernung von den Meristemen gehen die Zellen ganz allmählich und ohne scharfe Grenze in den definitiven Zustand über; es sondern sich Prosenchyme heraus, die Zellen erhalten ihre charakteristischen Membranverdickungen, Interzellularen werden sichtbar, die Safträume werden größer, die Leukoplasten ergrünen, in den Zellen treten verschiedene Inhaltsstoffe auf, und die Teilungstätigkeit erlischt. Nur in gewissen Fällen laufen die Teilungen noch lange fort, so z. B. in Rhizomen und Früchten, welche auf diese Weise noch durch Zellteilung im gesamten Grundgewebe beträchtlich in die Dicke wachsen können.

e) Vegetationspunkte.

Das Weiterwachsen und Ausbilden neuer Organe und Gewebe geht gewöhnlich an den Spitzen vor sich. Die Urmeristeme sind gewöhnlich endständig. Doch können gewisse von ihnen abstammende Meristeme zwischen fertigem Gewebe liegen; sie werden dann als interkalare Vegetationszonen bezeichnet. Sie finden sich ganz regelmäßig an der Basis der Blätter, die meist bei ihrer Entwicklung von unten sich herausschieben, an der Spitze also am ältesten sind. Im allgemeinen ist die Tätigkeit dieser Zone nur beschränkt, doch werden Blätter von Monokotylen auf diese Weise ziemlich lang. Die beiden riesigen Blätter der Gnetazee Tumboa Bainesii (Welwitschia mirabilis) wachsen sogar fortdauernd durch eine solche interkalare Wachstumszone. Desgleichen wachsen die Tange, die Laminariazeen mit Vegetationszonen, die interkalar an der Basis der großen blattartigen Gebilde liegen. Bei diesen Pflanzen fehlen im entwickelten Zustande terminale Vegetationspunkte sogar ganz. Interkalare Vegetationszonen finden sich schließlich bei knotig gegliederten Stengeln an der Basis der Internodien, die dann von Blattscheiden

geschützt werden. Das ist vor allem der Fall bei Gramineen, aber auch z. B. bei den Kommelinazeen, doch sind diese Zonen nur kurze Zeit wirklich tätig, bleiben aber lange im wachstumsfähigen Zustand, ohne freilich später noch Teilungen auszuführen. Dagegen wachsen Blütenschäfte von Zwiebelpflanzen erheblich an ihrer Basis, wobei das basale Gewebe teilungstätig ist; doch hört auch hier die Tätigkeit auf, wenn der Schaft seine volle Länge erreicht hat.

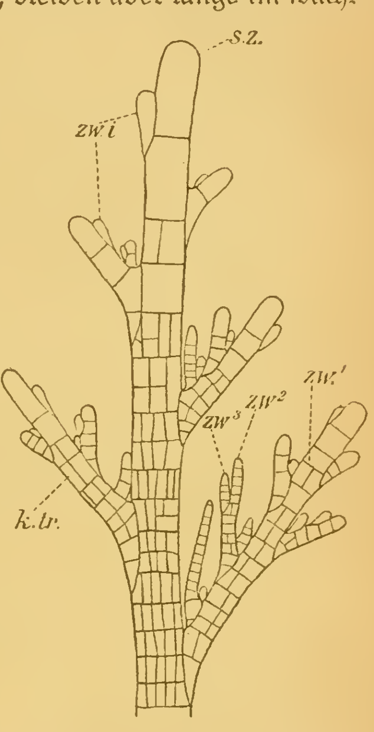


Fig. 46. Sproß von Halopteris filicina. s.z. Scheitelzelle; zw.i Initialzellen der Seitenzweige; zw.1,2,3 Seitenzweige 1., 2., 3 Ordg.; k.tr. Kurztrieb.

Abgesehen von diesen Ausnahmen sind die embryonalen Zonen gewöhnlich endständig. Man bezeichnet sie als Vegetationspunkte.

Bei den niederen Pflanzen geht das Spitzenwachstum mit einer einzigen Zelle vor sich, die man als die Scheitelzelle bezeichnet. So wachsen z. B. Pilzhyphen an ihrer Spitze fort, desgleichen viele fädige Algen. Auch einzellige Organismen, wie Vaucheria und Mukorineen, haben diesen Wachstumsmodus. Man kann dann auch beobachten, daß bei ihnen an der Spitze sich eine ähnliche Beschaffenheit des Plasmas erhält, wie es bei den zellulären Pflanzen für die embryonalen Zellen charakteristisch ist. Scheitelzellen finden sich aber nicht nur bei einfachen fädigen Pflanzen, sondern auch bei solchen, die schon typische

Gewebe entwickeln, wie bei den Moosen und Farnen. Sie sind groß und mit dichtem Inhalt erfüllt, gewöhnlich vorgewölbt, doch sind sie bei manchen Lebermoosen (wie z. B. Metzgeria furcata) eingesenkt. Die Form der Scheitelzellen ist sehr verschieden. Bei Pilzen und einfachen Algen hat sie die Form eines langen, oben abgerundeten Zylinders. Etwas

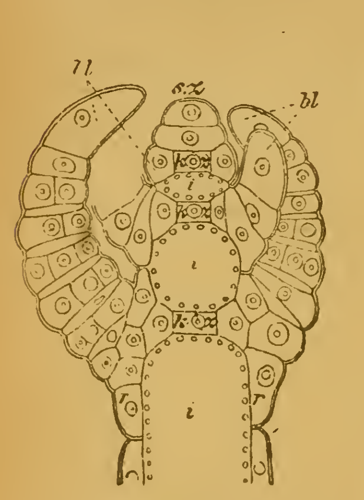


Fig. 47. Sproßgipfel von Chara: s.z Scheitelzelle; kz Knotenzellen; i Internodialzellen; bl Blätter (z. T. nach Sachs).

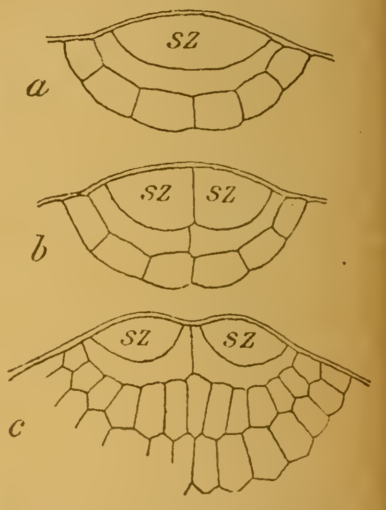


Fig. 48. Dictyota dichotoma, sz Scheitelzelle, bei b und c geteilt (nach de Wildemann).

kürzer und breiter sind die großen Scheitelzellen, welche die Spitze der Sprosse der Sphazelariazeen einnehmen. Besonders gut entwickelt sind sie bei Halopteris filicina (Fig. 46). Hier kann man gleichzeitig beobachten, daß die von den jeweiligen Scheitelzellen durch uhrglasförmige Scheidewände abgegliederten sekundären und tertiären Scheitelzellen nach einer gewissen Zeit der Teilungstätigkeit in den Dauerzustand übergehen, während nur die Scheitelzelle des Haupttriebes dauernd embryonal bleibt. Flacher und ausgeprägt kuppen-

förmig ist die Scheitelzelle bei Chara (Fig. 47). Bei der Phäophyzee Dictyota dichotoma (Fig. 48) hat sie die Form einer bikonvexen Linse. Bei dieser bandartigen, ty-

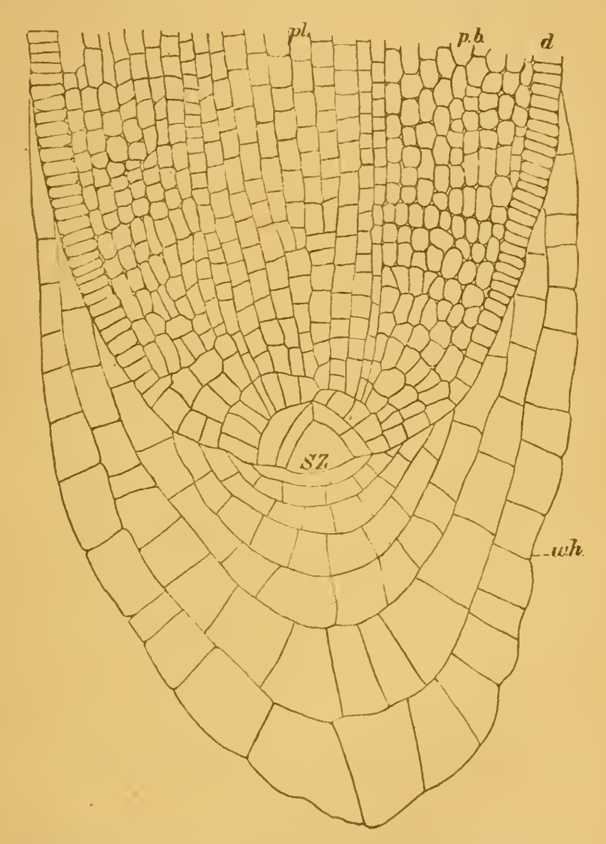


Fig. 49. Längsschnitt durch die Wurzel an Pteris gigantea: wh Wurzelhaube, pl Plerom, pb Periblem, d Dermatogen, sz Scheitelzelle, (z. T. n. Hof).

pisch dichotom verzweigten Alge kommt die Verzweigung dadurch zustande, daß die Scheitelzelle sich durch eine Längswand in zwei gleiche Tochterscheitelzellen teilt und diese den Vorgang nach einer gewissen Zeit wiederholen.

Bei allen vorher genannten Scheitelzellen finden ihre Teilungen, abgesehen von denen, welche Verzweigungen liefern, immer in einer Richtung statt, nämlich quer zur Längsachse. Bei Moosen und Farnen ändert sich dies. So haben wir z. B. bei Metzgeria furcata eine zweischneidige Scheitelzelle, welche keilförmig im Gewebe des Scheitels steckt. Sie wird von zwei flachgewölbten Wänden begrenzt, welche zusammen einen bikonvexen Keil darstellen, und oben von einer dritten Außenwand bedeckt. Bei den Teilungen werden durch Scheidewände, welche den Seiten des Keils parallel laufen, abwechselnd nach links und nach rechts neue Segmente abgegeben. Auch die Blätter von Laubmoosen wachsen anfänglich mit einer solchen zweischneidigen Scheitelzelle, während ihre Sproßscheitel, sowie die der Farne von einer tetraedrischen (oder dreiflächig zugespitzten) Scheitelzelle eingenommen werden (Fig. 49). Sie steckt als dreiseitige Pyramide im Gewebe und ist von einer vierten kuppenartig vorgewölbten Wand überdacht. Die Teilungen erfolgen hier in spiraliger Reihenfolge durch Wände, welche den schrägen Pyramidenflächen parallel verlaufen. Man kann dies besonders gut in der Aufsicht erkennen (Fig. 49a). Ebenso wie die Sprosse besitzen auch die Wurzeln der meisten Gefäßkryptogamen eine solche tetraedrische Scheitelzelle.

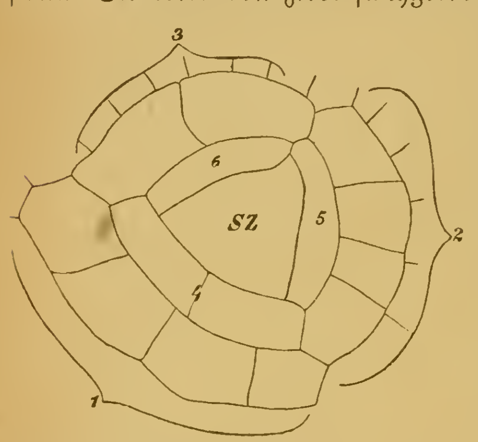


Fig. 49a. Wie Fig. 49, Querschnitt. 1—6 die in schraubiger Folge von der Scheitelzelle (sz) abgegliederten Segmente, die sich von 4—1 wieder geteilt haben (z. T. nach Hof).

An den Vegetationspunkten der Gymnospermen und Angiospermen kann man eine einzige Scheitelzelle nicht mehr unterscheiden. Sie werden von einem kleinzelligen Gewebe gebildet (Fig. 50), dessen Zellen alle in Teilungstätigkeit begriffen sind, ohne daß man eine bestimmte Zelle als die Urzelle mit Sicherheit bezeichnen könnte. Schon bei den Bärlappgewächsen (den Lykopodiazeen) ist die Scheitelzelle verloren gegangen. Bei allen diesen Pflanzen wird also der Zuwachs durch eine Gruppe von Initialzellen geliefert, die im einzelnen verschieden angeordnet sein können. Bei Angiospermen sind sie über- und nebeneinander gelagert, sind aber meist nicht scharf aus dem übrigen Gewebe des Sproßscheitels herauszukennen. Das von ihnen gelieferte Zellenmaterial ordnet sich meist in auffälligen Mantelschichten an, welche etwa eine Schar konfokaler Paraboloidflächen darstellen würden, und ihrerseits wieder oft in gewisse Gruppen gesondert werden können. Stets ist eine scharf ausgeprägte Oberhaut zu erkennen, die als Dermatogen bezeichnet wird. Im Innern tritt ein Kern hervor, den man Plerom nennt, das zwischen Plerom und Dermatogen befindliche Gewebe heißt Periblem. Diese Begriffe haben jedoch (vielleicht mit Ausnahme des Dermatogens) keine scharfe entwicklungsgeschichtliche Bedeutung, in dem sie nicht zur Erzeugung ganz bestimmter Gewebekomplexe des fertigen Sprosses ausschließlich bestimmt sind. Auch ist die Grenze zwischen Plerom und Periblem nicht scharf und oft nur willkürlich zu ziehen.

Auf dem Längsschnitt durch einen Sproßscheitel bilden die Zellwände bestimmte Kurvensysteme. Einmal laufen Linien den Umriß des kegelförmigen Scheitels parallel und stellen zusammen eine Schar konfokaler Parabeln dar. Diese Wände werden perikline genannt. Indem nun die anderen Wände der gewöhnlich auf dem Schnitt viereckigen

Zellen sich an jene periklinen rechtwinklig ansetzen, resultiert eine zweite Schar konfokaler Parabeln, welche jene erste rechtwinklig schneidet. Die Wände, welche diese Kurven zusammensetzen, heißen *antiklin*. Man legte früher auf diese Anordnung sowie auf das Prinzip der rechtwinkligen Schneidung ein unbegründetes Gewicht. Übrigens ist der Vegetationspunkt bei den höheren Pflanzen keineswegs immer vorgewölbt, es gibt auch vollkommen flache Sproßscheitel.

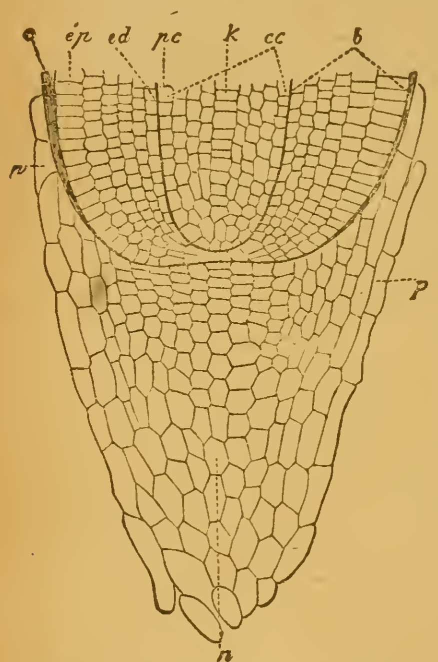


Fig. 50. Längsschnitt durch eine Gerstenwurzel. p—p Wurzelhaube (nach Janczewski).

Der Vegetationspunkt der *Wurzeln* ist bei allen Phanerogamen ebenfalls mehrzellig. Bei den Pteridophyten, wo ja zum ersten Male echte Wurzeln auftreten, findet sich am Scheitel eine tetraedrische Scheitelzelle (Fig. 49). Eine Ausnahme machen aber wieder die Lykopodiazeen, die Marattiazeen sowie Isoëtes. Allgemein weicht der Vegetationspunkt der Wurzel dadurch von demjenigen des Sprosses ab, daß er eine Haube besitzt, d. h. ein parenchymatisches Gewebe, welches an seiner Peripherie fortdauernd vergehend, von innen heraus aber stetig nachwachsend, den Vegetationspunkt als eine kleine Kappe bedeckt. Da er nicht wie die Sproßvegetationspunkte durch die jungen Blattanlagen ge-

schützt ist, spielt die Haube oder die Kalyptra (Fig. 49, 50) eine wichtige Rolle als Schutzorgan, die um so notwendiger ist, als der zarte Wurzelscheitel bei seinem Eindringen in den Erdboden mannigfachen Schädigungen ausgesetzt ist. Doch besitzen auch die nicht in den Erdboden eindringenden Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen Hauben, desgleichen die Wasserpflanzen.

Die Haube besteht aus zartwandigen parenchymatischen Zellen, welche an der Peripherie sich voneinander loslösen und beim Wachstum der Wurzel fortdauernd abgestoßen werden. Als Ersatz werden von innen heraus neue Zellmassen nachgeschoben, die auf verschiedene Weise gebildet werden können. Bei den Wurzeln der Kryptogamen, welche eine Scheitelzelle besitzen, liefert diese selbst durch Abschneidung flacher Segmente an der Grundfläche der Pyramide den Zuwachs. Bei den Phanerogamen hängt ihre Entstehung von der Art der Gewebedifferenzierung am Vegetationspunkt ab. Bei den Monokotylen besitzt die Wurzelhaube eine selbständige Gruppe von Initialzellen, welche vor dem Vegetationspunkt der Wurzel gelegen ist (Fig. 50). Bei den Dikotylen geht die Wurzelhaube aus der äußersten Lage der Vegetationspunktszellen hervor, die man auch hier als Dermatogen bezeichnet. Oder aber es findet sich am Vegetationspunkt ein quergestrecktes Bildungsgewebe, das ohne deutliche Sonderung nach unten Wurzelhauben nach oben Wurzelzellen liefert. Auch die anderen Gewebeschichten, das Periblem und Plerom, lassen sich bei Wurzeln in ähnlicher Weise unterscheiden wie am Sproß, doch sind sie hier ebensowenig scharf getrennt, wie dort.

Während am Sproß die jungen Blätter und Achselknospen als exogene Höcker angelegt werden, die sich an der Peripherie vorwölben, entstehen die Seitenwurzeln endogen, d. h. im Innern des Gewebes und zwar im Perizykel (vergl.

später), und müssen dann das Rindengewebe der Wurzel durchbrechen, um nach außen zu gelangen.

Aus dem gleichartigen Gewebe, welches die Vegetationspunkte einnimmt, gehen mit zunehmender Entfernung immer deutlicher differenzierte Gewebe von bestimmter Eigenart hervor, deren Zellen in den Dauerzustand übergegangen sind. Bei Gewächsen von kurzer Lebensdauer erhält sich dieser Zustand unverändert, bei solchen, welche jahrelang weiterwachsen, können jedoch in den vom Vegetationspunkt abstammenden Geweben noch Neubildungen auftreten, die in derselben Weise in den Dauerzustand übergehen. Man kann demgemäß zweierlei Dauergewebe unterscheiden, nämlich primäre und sekundäre.

f) Primäre Dauergewebe.

Sie nehmen ihren Ursprung aus den Ur- oder primären Meristemen und können in eine Anzahl von Gewebesystemen unterschieden werden, die sich anatomisch ziemlich gut voneinander sondern lassen und auch in physiologischer Hinsicht Unterschiede zeigen. Das ist 1. das Hautgewebesystem, 2. das Leitgewebesystem, 3. das mechanische System, 4. das Grundgewebe.

1. Hautgewebesystem.

Das Hautgewebe wird von der Epidermis mit ihren Anhangsorganen gebildet. Es hat die Aufgabe, das Pflanzengewebe gegen die Außenwelt abzuschließen und gegen ihre schädlichen Einflüsse zu bewahren. Als solche kommen in allererster Linie die Austrocknung in Frage, dann Angriffe parasitischer Mikroorganismen, sowie pflanzenfressender Insekten und höherer Tiere, ferner Licht-, Wärme- und mechanische Einwirkungen. Je nach den besonderen Anforderungen des Klimas und des Standortes überwiegt die eine oder die

andere Art des Schutzes. So sind Pflanzen feuchter Standorte weniger der Gefahr der Austrocknung ausgesetzt als die Wüsten- und Steppenpflanzen, oder auch die meisten tropischen Pflanzen, bei denen außerdem die intensive Wärme- und Lichtstrahlung hinzukommt. Doch ist diese letztere auch bei den Hochgebirgspflanzen von Bedeutung. Im allgemeinen begegnet das Hautgewebe den verschiedenartigen Insulten am besten durch derbe und feste Ausgestaltung seiner Elemente. Infolgedessen sind diese durchgehends dickwandiger als z. B. die unter ihnen liegende Zellen des Rindengewebes.

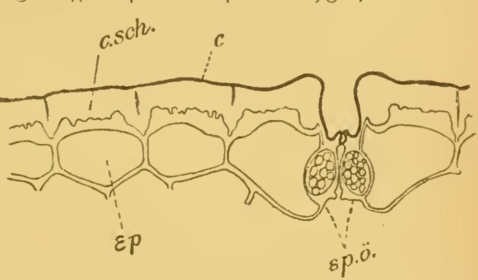


Fig. 51. Epidermis von Aloë nigricans, c Cuticula, c.sch. Cuticularschicht; ep Lumen der Epidermiszellen; sp.ö. Spaltöffnung.

Für gewöhnlich überzieht die Epidermis die Pflanze in einer einschichtigen Lage flacher Zellen, die an langgestreckten Organen (z. B. am Stengel) lang gestreckt, an flächenförmigen (z. B. den Blättern) mehr parenchymatischer Natur sind. Hier zeigen die Epidermiszellen sehr gewöhnlich gewellte Umrisse. Stets schließen die Zellen ohne Interzellularen fest aneinander.

Die Außenwand ist gewöhnlich ansehnlich verdickt (Fig. 51), und ihre peripheren Lagen sind meist mit Kutinsubstanzen imprägniert, die gelegentlich auch eine Strecke weit die radialen Wände durchdringen. Außerdem ist auf die Epidermis noch ein dünnes zusammenhängendes Häutchen die Cuticula aufgelagert, welches als ein Ausschwitzungsprodukt der Zellen zu betrachten ist. Bei Xerophyten, d. h. Pflanzen, welche trockene Standorte bewohnen, können die kutinisierten Schichten und die Cuticula eine bedeutende

Mächtigkeit erreichen. Bei vielen Pflanzen besitzt die Epidermis noch einen Überzug von Wachs. Er ist besonders auffallend an Früchten, z. B. Pflaumen, Weintrauben usw., die dadurch einen bläulichen, reifartigen, leicht durch Abwischen entfernbaren Überzug bekommen. Auch das Wachs ist ein Ausscheidungsprodukt der Epidermiszellen. Es besteht bei Sempervivum aus Krusten, bei Eucalyptus aus körnigen Schollen und Häutchen (Fig. 41), beim Zuckerrohr (Sacharum officinarum) aus langen Stäbchen, welche oft spiralig eingerollt sind. Bei einigen Palmen (z. B. Copernicia cerifera) erreicht die Wachsschicht beträchtliche Dicke. Die radialen und die Innenwände sind gewöhnlich nicht verdickt, doch kommt es z. B. bei den Kiefernadeln zu einer allseitigen Verdickung der Wände, so daß die nur mit engem Lumen versehenen Epidermiszellen den Eindruck von Sklerenchymzellen machen (Fig. 55).

Bei vielen Samen ist die Außenwand der Epidermiszellen sehr stark quellbar. Im trocknen Zustand hornig, quillt sie bei Wasserzutritt bedeutend auf und zerfließt zu einem Schleim, auf welchem die Reste der Cuticula in Fetzen herumliegen. Bei Collomea ist eine Spirale in die quellbare Masse eingelagert, welche sich beim Quellen zu bedeutender Länge ausdehnt.

Gelegentlich können größere Wandpartien sich zu sekretorischen Flächen umwandeln. Dies ist z. B. bei der Pechnelke (Lychnis viscaria) der Fall. Die klebrigen Ringe am Blütenschaft unterhalb der Blüten bestehen aus drüsenartigen Epidermiszellen, welche zwischen Außenwand und Cuticula ein klebriges Sekret ausscheiden. Dies tritt dann durch Platzen der Cuticula hervor (siehe auch Nektarien, Seite 90).

Die radialen Wände der Epidermiszellen sind häufig mit deutlichen Tüpfeln versehen (Fig. 15). Besonders an Blättern (auch den Blumenblättern) zeigen sie einen gewellten Verlauf

wodurch eine feste Verzahnung der Zellen und damit eine große Festigkeit der Epidermis erzielt wird (Fig. 52).

Gewöhnlich sind in der Epidermis keine Chloroplasten enthalten, dagegen fehlen Leukoplasten nie. Eine Ausnahme machen nur gewisse Schattenpflanzen, z. B. Farne, die Chlorophyll in den Epidermiszellen besitzen. Ganz regelmäßig sind die Schließzellen chlorophyll- und stärkehaltig. Der Saftraum ist gewöhnlich gut entwickelt, gelegentlich ist der Zellsaft durch Anthozyan gefärbt. Bei der Vanille (Vanilla planifolia) finden sich in der Epidermis der Blätter regelmäßig Kristalle von Kalziumoxalat (Fig. 15). Gerbstoff ist ein ganz gewöhnliches Vorkommen in Epidermiszellen. Die Zellkerne sind oft sehr gut entwickelt und auffallend groß.



Fig. 52. Epidermis der Blattunterseite von Aconitum Napellus.

An den Blättern mancher Pflanzen, z. B. bei Ficus elastica, dem Gummibaum, (Fig. 22), Peperomia u. a. ist die Epidermis mehrschichtig, d. h. unter der typisch epidermal entwickelten oberflächlichen Zellage befinden sich noch weitere Schichten von Zellen, die ebenfalls kein Chlorophyll besitzen und deswegen epidermal aussehen. Es sind wasserreiche, blasige, dünnwandige Parenchymzellen, von denen man an-

nimmt, daß sie einen Wasserspeicher darstellen. Sie sollen bei starker Besonnung das Assimilationsgewebe leicht und ausgiebig mit Wasser versorgen, andrerseits aber auch dieses gegen zu starke Bestrahlung schützen. Auch bei gewöhnlichen Blättern ist die Epidermis möglicherweise als eine Art Wasserhülle im obengedachten Sinne wirksam.

Ein vollkommen lückenloser Abschluß nach außen würde den Interessen der Pflanze insofern schlecht entsprechen, als

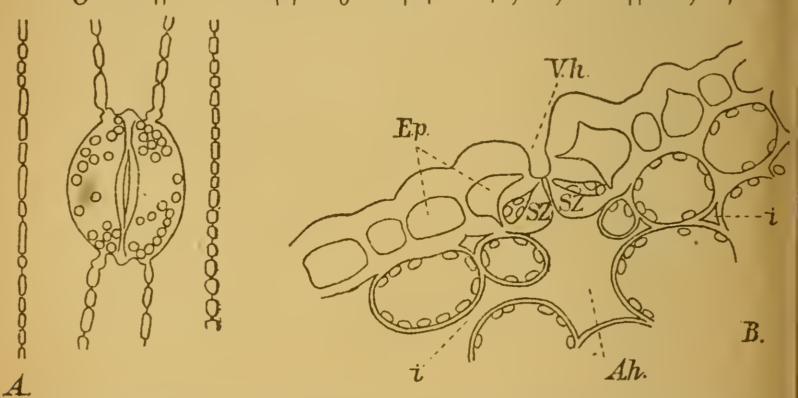


Fig. 53. Spaltöffnung von Iris florentina. A. Flächen-, B. Querschnittsansicht. EP. Epidermis; V.h. Vorhof; SZ Schließzellen, i Interzellularen; A.h. Atemhöhle.

sie sowohl bei der Atmung, als auch bei der Assimilation und der Transpiration, d. h. der Wasserbewegung, auf eine offene Kommunikation mit der umgebenden Luft angewiesen ist. Dementsprechend finden wir in der Epidermis Öffnungen, welche die Aufgabe haben, jene Kommunikation herzustellen. Das sind die Spaltöffnungen (Stomata) (Fig. 52, 53, 54).

Der Spaltöffnungsapparat wird von zwei Zellen gebildet, welche etwas langgestreckt sind und nebeneinander liegen (Fig. 53). In der Mitte haben sie sich voneinander losgelöst, also einen Interzellularraum gebildet, an den beiden Enden sind sie noch miteinander fest verbunden. Die Form

dieser als Schließzellen bezeichneten Zellen ist bohnen- oder nierenförmig. Sie besitzen im Unterschied von den Epidermiszellen Chlorophyllkörner, welche stets reichlich Stärkeeinschlüsse enthalten. Die Spaltöffnungen sind gewöhnlich etwas unter das Niveau der Epidermis eingesenkt, selten liegen sie genau in ihrer Fläche, noch seltener sind sie oberhalb derselben. Die beiden Schließzellen sind als Schwesterzellen aus derselben Mutterzelle hervorgegangen und haben sich später durch einen Spalt getrennt. Sehr oft gehen der Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle charakteristische Teilungen voraus, so daß die fertige Spaltöffnung von einer Anzahl nach Form und Anordnung von den normalen Epidermiszellen abweichender Nachbarzellen (Nebenzellen) umgeben ist (Fig. 54). Bei Begonia und vielen anderen Blättern folgen diese vorbereitenden Teilungen in spiraliger Reihenfolge aufeinander, bei manchen Farnen wird zunächst eine uhrglasförmig in die Epidermiszelle vorspringende Zelle gebildet, die später sich ausdehnt; und indem sich dieser Teilungsmodus in derselben Richtung wiederholt, ist das zuletzt auf dieselbe Weise angelegte Stoma einseitig von einem konzentrischen System kappenförmiger Zellen begleitet. Ganz abweichend ist die Bildung der Spaltöffnungsmutterzelle bei dem Farne Aneimia. Hier wird nämlich aus der

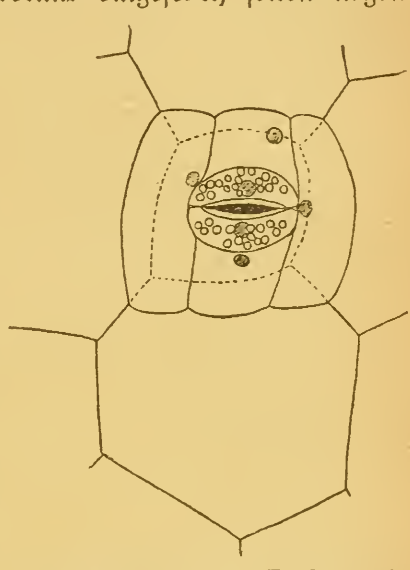


Fig. 54. Spaltöffnung von Tradescantia fluminensis.

Mitte einer Epidermiszelle durch eine ringförmige an die radialen Wände überhaupt nicht ansetzende Scheidewand eine runde Tochterzelle herausgeschnitten, welche später nach Längsteilung das Stoma bildet. In den langgestreckten Epidermiszellen von Monokotylenblättern teilt sich eine Epidermiszelle in eine untere größere und eine obere kleinere Hälfte, und aus der letzteren gehen durch Längsteilung die Schließzellen hervor. Bemerkenswert ist, daß diese kleinere Zelle stets an dem der Blattspitze zugewandten Ende der Epidermiszelle abgegliedert wird.

Unterhalb der Spaltöffnung befindet sich ein größerer Interzellularraum, der als Atemhöhle bezeichnet wird und direkt mit dem übrigen Interzellularsystem kommuniziert.

In der Aufsicht bemerkt man bei den meisten Spaltöffnungen bei hoher Einstellung zwei Linien, zwischen welchen bei tieferer Einstellung die meist durch die eingeschlossene Luft schwarz aussehende Spalte erscheint (Fig. 54). Auf dem Querschnitt erkennt man, daß diese Linien zwei Leisten sind. Sie erscheinen hier als zwei vorspringende Zähne. Oft finden sich diese beiden Leisten auch an der unteren Fläche der Schließzellen. An dem Querschnitt läßt sich ferner noch eine auffallende Ungleichmäßigkeit in der Ausbildung der Membranen der Schließzellen feststellen. Es gibt dickere und dünnere Partien, die allerdings nicht überall in derselben Weise verteilt sind; oft ist die Bauchseite stärker verdickt als die Rücken- (d. h. an das Nachbargewebe grenzende) Seite. Auch sieht man oft deutlich (z. B. Fig. 53), daß die Anheftung der Schließzellen an ihre Nachbarzellen durch gelenkartig dünne Bänder erfolgt.

Im engen Zusammenhang mit dem anatomischen Bau steht die eigenartige Fähigkeit der Spaltöffnungen, die Weite des Spaltes zu regulieren und dadurch selbsttätig das Maß der Verdunstung zu variieren. Der blasebalgartig wirkende

Mechanismus beruht auf Änderungen in der Turgeszenz der Schließzellen. Sind sie straff mit Wasser gefüllt, so biegen sie sich (gleich zwei parallel liegenden, an den Enden miteinander fest verbundenen Gummischläuchen, die man aufbläst) nach außen auseinander und vergrößern dadurch den zwischen ihnen liegenden Spalt. Sinkt der Druck, so tritt das

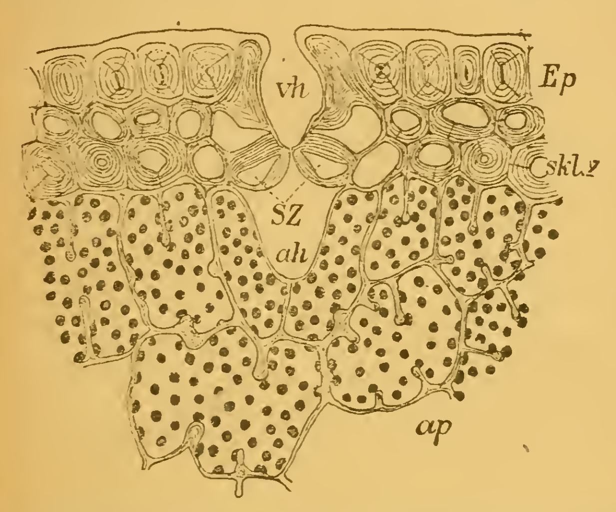


Fig. 55. Querschnitt durch eine Kiefernadel. Ep Epidermis; skl.z Sklerenchymzellen; vh Vorhof; sz Schließzellen; ah Atemhöhle; ap Assimilationsparenchym.

Umgekehrte ein. Die Zellen kollabieren und legen sich dicht aneinander, den Spalt schließend. Infolge der nur partiell verdickten Zellwände können die Schließzellen einerseits überhaupt deformiert werden, andererseits wird die Richtung, in der das Ausbiegen erfolgt, dadurch bestimmt. Außerdem erweist sich die gelenkartige Insertion des Apparates an den angrenzenden Epidermiszellen als bedeutungsvoll, indem sie die Beweglichkeit der Schließzellen ebenfalls unterstützt. Etwas abweichend sind die Schließzellen der Gramineen

gebaut. Sie sehen in der Aufsicht hantelförmig aus. Ihre mittleren parallel nebeneinander liegenden Partien sind sehr stark allseitig verdickt, so daß nur ein spaltenförmiges Lumen übrig bleibt. An den Enden, wo sie zusammenhängen, öffnet

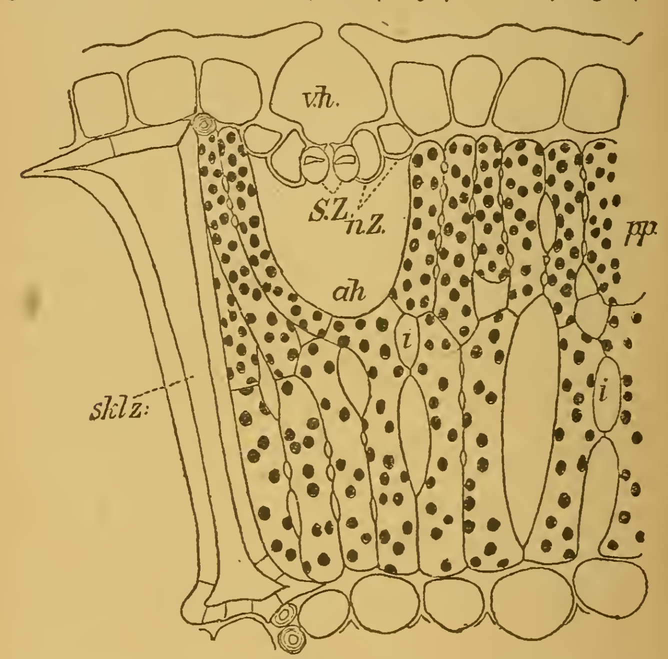


Fig. 56. Querschnitt durch ein Blatt von Hakea suaveolens. v.h. Vorhof, s.z. Schließzellen; nZ. Nebenzellen; ah Atemhöhle; sklz: Sklerenchymzellen; p.p. Palisadenparenchym.

sich das Lumen wieder, und die Zellwände sind hier dünn. Die Bewegung erfolgt nun dadurch, daß diese blasigen Enden bei starker Turgeszenz die steifen Mittelpartien voneinander entfernen, so daß sich eine grade Ritze bildet, die sich auf dem umgekehrten Wege wieder schließt.

Die Einsenkung der Stomata kann einen bedeutenderen Grad erreichen (Fig. 55). Unter Beteiligung der Nebenzellen

entstehen krugförmige Vertiefungen verschiedener Dimensionen, an deren Grunde die Spaltöffnung sich befindet. Bei Hakea beteiligen sich eine ganze Anzahl von Nebenzellen an diesem Vorgang (Fig. 56). Einen extremen Fall zeigt der Oleander (Nerium Oleander). Hier liegen die Spaltöffnungen gruppenweis am Grunde von größeren Höhlungen, die außerdem noch mit Haaren ausgekleidet sind. Der Vorteil, der durch die Bildung solcher Vorhöfe*) resp. Höhlungen erzielt wird, besteht darin, daß die Spalte zunächst nicht an die bewegte Luft, sondern an einen windstillen Raum grenzt und infolgedessen die Transpiration etwas herabgedrückt wird. Solche Einrichtungen finden sich deshalb besonders bei Pflanzen, die ökonomisch mit dem Wasser umgehen müssen.

Die Spaltöffnungen finden sich in besonders großer Zahl an den Blättern, die ja in ihrer Eigenschaft als Assimilationsorgane und als Transpirationsflächen mit der umgebenden Luft in Verkehr treten müssen. An den Blättern ist vorwiegend die Unterseite mit den Spalten besetzt, und zwar kommen hier im Durchschnitt 100 bis 700 auf den Quadratmillimeter, die Oberseite kann sogar gänzlich frei von Spalten sein. Nur bei den Schwimmblättern der Wasserpflanzen ist es umgekehrt, wie es nicht anders sein kann. Bei manchen Pflanzen, so beim Getreide, bei Sempervivum tectorum u. a. ist der Unterschied zwischen der Zahl der Spalten auf Ober- und Unterseite nicht groß. Gewöhnlich sind die Spaltöffnungen gleichmäßig verteilt; bei manchen Pflanzen sind aber regelmäßig mehrere zu Gruppen vereinigt, wie beim schon erwähnten Oleander und z. B. bei Begonia, wo die Spaltöffnungen zu zweien oder zu dreien gruppiert sind. Außer an den Blättern finden sich Spaltöffnungen in geringerer Zahl auch an anderen mit Epidermis bekleideten Teilen, so

*) Als Vorhof wird auch der von den Leisten und den vorspringenden Bauchwänden der Schließzellen eingeschlossene Raum bezeichnet.

am Sproß usw. Die Wurzeln, sowie für gewöhnlich die submersen Glieder von Wasserpflanzen besitzen keine, — die unterirdischen Rhizome entweder wenige oder gar keine. Die ganz submersen Pflanzen haben meistens keine Spalten.

An bestimmten Stellen der Blätter vieler Pflanzen befinden sich Stomata, welche ihre Funktion geändert haben und dementsprechend abweichend gebaut sind. Das sind die Wasserspalten (Fig. 57). Sie liegen einzeln oder gruppenweise an der Spitze von Blättern (wie bei Arazeen, Gramineen) oder an dem Blattrand, besonders gern über den Endigungen der Hauptnerven (so bei Tropaeolum) oder sehr häufig auch an den Blattzähnen (wie bei Fuchsia, Primula u. a.), oder aber auf der Oberseite über Knotenpunkten der Nervatur. Sie sind größer als die gewöhnlichen Luftspalten und haben vor allem die Fähigkeiten eingebüßt, die Weite des Spaltes selbsttätig zu regulieren. Dieser steht gewöhnlich weit offen. Er stellt die Ausgangspforte für Wasser dar, das an den Stellen, wo sich die Wasserspalten befinden, in Tropfenform hervortritt. So hängt nach einer feuchten Nacht an jeder Spitze eines jungen Getreideblattes ein Wassertropfen, und andere Blätter sind mit einem Kranz von Wasserperlen umsäumt. Mit dem Wasser können auch andere gelöste Stoffe sezerniert werden, so scheiden die Wasserspalten von Saxifraga aizoon z. B. große Mengen kohlensauren Kalkes aus, welcher als kleine Schüppchen die auf den Blattzähnen befindlichen am Grund mit mehreren Spalten versehenen Grübchen erfüllt. Die Wasserspalten unterscheiden sich noch dadurch von den Luftspalten, daß sie durchgehends schon an ganzen



Fig. 57. Querschnitt durch den ganz jungen Blattrand von Ardisia crispa mit einer Wasserspalte.

jungen Blättern fertig entwickelt sind, an denen die Luftspalten noch gar nicht oder eben in Bildung begriffen sind. Stets stehen die Wasserspalten in enger Lagebeziehung zu dem Leitungssystem des Blattes. Bei manchen hat sich unter der Spalte ein besonderes Wassergewebe entwickelt. Das ist z. B. bei Primula, Saxifraga, Fuchsia, Rochea u. a. Pflanzen der Fall. Hier findet sich eine scharf gegen das grüne Blattparenchym abgesetzte, oft von einer deutlichen Scheide umgebene Zellmasse, welche aus zartwandigen, chlorophyllfreien, mit reichlichem Plasma und großen Zellkernen versehenen Zellen besteht. Zwischen ihnen ist ein wohl ausgebildetes Interzellularensystem entwickelt, welches mit Flüssigkeit injiziert ist. Rückwärts schließt sich dieser als Wassergewebe oder Epithem bezeichnete Gewebkörper an eine Gefäßbündelendigung an, von welcher aus einzelne Tracheiden zwischen die Wasserzellen vordringen. Bei etlichen Pflanzen sind die Schließzellen der Wasserspalten nur von beschränkter Lebensdauer, so bei der Kapuzinerkresse (Tropaeolum), bei Colocasia; bei Hippuris obliterieren sie sogar gänzlich.

Spaltöffnungen von typischem Bau werden zuerst bei den Moosen angetroffen, aber nur am Sporophyten und hier nur an der Kapsel. Sie sind primitiver gebaut. Bei manchen Moosen werden die Verwachsungsstellen der beiden Schließzellen später aufgelöst, so daß die Spalte von einer ringförmigen Zelle umgeben ist. Ganz anders gebaut sind die Öffnungen, welche auf dem Thallus des Lebermooses Marchantia polymorpha inmitten der rautenförmigen Felder stehen. Sie werden als Poren bezeichnet. In der Mitte der in einzelliger Lage die Felder überwölbenden Epidermis ist ein kurzes aus mehreren Zellen zusammengesetztes Rohr eingesetzt. Die Weite des Rohres ist nicht regulierbar.

Sehr verschieden nach Bauart und Funktion sind die Haare. Sie stellen echte epidermale Bildungen dar. Ganz

abweichend (und deshalb vorweg zu erwähnen) sind die eigenartigen Haare, welche in das Innere von Interzellularräumen vorspringen. Man würde sie entwicklungsgeschichtlich wohl besser als idioblastische*) Sklerenchymzellen auffassen, doch sehen sie durchaus haarartig aus. Solche innere Haare finden sich z. B. bei den Nymphäazeen (Fig. 58), aber auch

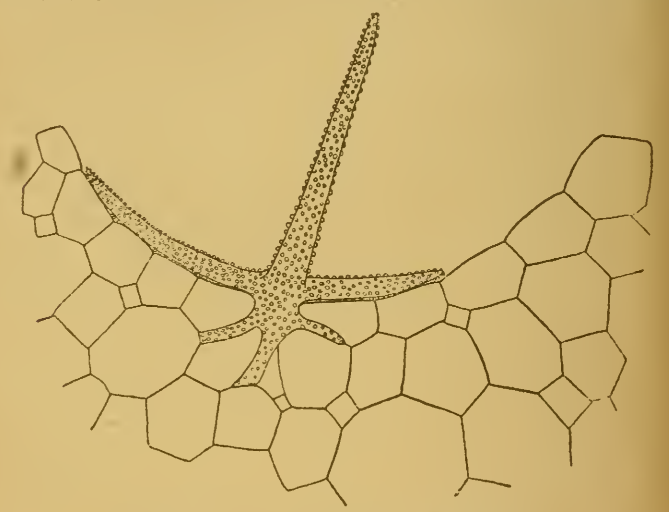


Fig. 58. **Nymphaea alba**, Sternhaar.

bei der ihnen ökologisch ähnlichen Gentianee Limnanthemum. Sie stellen hier mit Kalkkriställchen inkrustierte geweihartige Auswüchse bestimmter an die Interzellularräume grenzender Zellen dar, deren Membran dieselbe Beschaffenheit zeigt wie ihre Fortsätze. Ganz ähnlich entstehen die sehr langen, dickwandigen, spießartigen Fortsätze, welche in den Interzellulargängen der Blattstiele von Monstera deliciosa und anderen Arazeen längs verlaufen.

*) Als Idioblasten bezeichnet man solche, einzeln in das Gewebe eingesprengte Zellen, welche sich nach Form und Inhalt auffallend von ihrer Nachbarschaft unterscheiden.

Die einfachsten Haargebilde sind die Papillen. Sie entstehen dadurch, daß sich die Epidermiszellen nach außen etwas verwölben. Sie sind besonders schön an Blumenblättern zu beobachten, welche eine sammetartige Oberfläche besitzen (z. B. beim Stiefmütterchen, Viola tricolor), sind aber, wenn auch in schwächerer Ausbildung, auf der Epidermis von Laubblättern (z. B. Anthurium) zu finden. Da die linsenartig gewölbten Außenwände solcher Epidermen in der Tat als Sammellinsen fungieren und auf den Innenwänden je einen Lichtpunkt erzeugen, bringt man diese Einrichtung mit der Wahrnehmung des Lichtreizes in Zusammenhang. Man nimmt an, daß das der Innenwand anliegende Plasma die Veränderung der Lage des Lichtpunktes wahrnimmt und die genaue Einstellung der Blattspreiten auf Grund dieser Wahrnehmung reguliert werde.



Fig. 59. Haar von Arabis alpina.

Durch Vorwölbung und Wachstum einzelner Epidermiszellen entstehen allgemein die meisten Haare. Sie bleiben entweder einzellig, oder werden mehrzellig, können ferner in der mannigfachsten Weise verzweigt (Fig. 59) oder auch flächenförmig ausgebreitet sein. Im letzteren Falle spricht man von Schuppen (Fig. 60). Häufig sitzen die Haare in einem durch das Emporwachsen der angrenzenden Epidermiszellen oder sogar unter Beteiligung tieferer Gewebe gebildeten Fuß. Die Haare sind entweder lebendig oder ganz oder teilweise abgestorben, in welchem Falle sie gewöhnlich wegen

der Füllung mit Luft weiß erscheinen. Gewöhnlich sind die Wandungen der Haare dick, oft, wie bei den Borstenhaaren durch Einlagerungen von kohlensaurem Kalk oder Kieselsäure verstärkt. Manche Haare sind sehr vergänglich, andere dauern.

Die Funktion der Haare ist eine außerordentlich verschiedene und dementsprechend ihr Bau. Das wollige, meist aus toten Haaren bestehende Kleid vieler Hochgebirgs- und Wüstenpflanzen ist ein Schutz gegen starke Insolation und Transpiration. Bei Samen dienen die an ihnen befestigten Haare zu ihrer Verbreitung. Starke Borstenhaare sind ein Schutzmittel gegen Tiere, desgleichen die Brennhaare, wie sie sich bei Urtikazeen (Urtica, Laportea) und Loasazeen (Loasa, Blumenbachia) finden. Bei Urtica (Fig. 61) sitzt das einzellige Brennhaar mit dem flaschenförmig angeschwollenen basalen Ende in einem Fuß und schließt seinen langgestreckten Halsteil mit einem Knöpfchen ab. Dieses bricht leicht in einer ringförmigen, für den Bruch besonders disponierten Zone ab, so daß sich jetzt die geöffnete mit Kieselsäure imprägnierte Spitze einer Einstichkanüle gleich in die Haut einbohren und den aus giftigen Eiweißstoffen be-

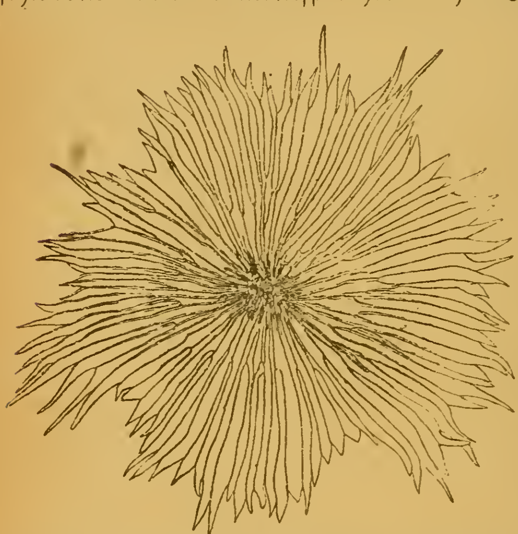


Fig. 60. Schirmhaar von Elaeagnus pungens.

stehenden Zellinhalt in die Wunde ergießen kann. Der übrige Teil der Wandung des Haares ist mit kohlensaurem Kalk inkrustiert. Sekretorisch tätig sind die **Drüsenhaare**, deren Bedeutung vielleicht ebenfalls in einem Schutz gegen Tiere besteht oder aber unbekannt ist. Sehr häufig z. B. bei Labiaten, Primulazeen, Geraniazeen, Kompositen sind Drüsenhaare,

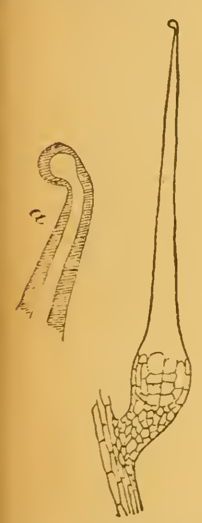


Fig. 61. Brennhaar von Urtica dioïca. a Spitze stärker vergrößert.

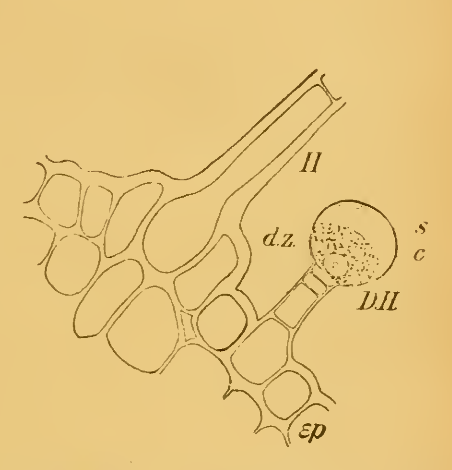


Fig. 62. Haare von Pelargonium zonale. H gewöhnliches Haar; D.H. Drüsenhaar; d.z. Drüsenzelle; s Sekret; c Cuticula; ep Epidermis.

welche ein ätherisches Öl absondern. Es sind Köpfchenhaare (Fig. 62). Auf einem gewöhnlich von einer Zellreihe gebildeten längeren oder kürzeren Stiel sitzt ein Köpfchen, das bei Pelargonium z. B. aus einer einzigen Zelle besteht, bei anderen Pflanzen aber auch mehrzellig sein kann. Die Zellen der Köpfchen produzieren das Sekret und scheiden es durch die Zellwand aus. Da es aber die Cuticula nicht durchdringt, wird diese kappenförmig abgehoben, und das Sekret sammelt sich in diesem Raum zwischen Zellwand und Cuticula an.

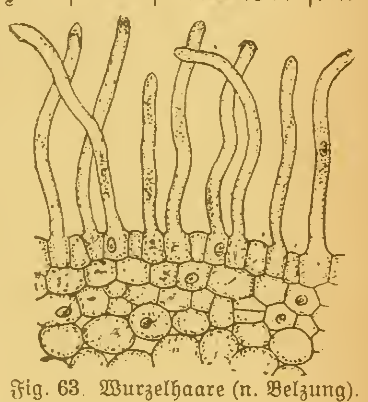
Schließlich platzt diese, und das Sekret, das ätherische Öl, verdunstet. Der Rest der Cuticula bleibt als Manschette an der Basis der Köpfchen erhalten. Beim Hopfen (Humulus Lupulus) kommen flache Drüsenschuppen vor, die ebenso fungieren. Haare mit mehrzelligem Sekretionskörper heißen Drüsenzotten. Außer ätherischem Öl kann auch Schleim oder Harz produziert werden. Solche Harz und Schleim absondernden Drüsenhaare sind die an den Knospenschuppen vieler Pflanzen vertretenen Leimzotten oder Kolleteren, welche einen sehr festen Abschluß der Knospen durch ihre Sekrete bewirken. Die Drüsenhaare, welche an der Innenseite der Kannen von Nepenthes in großer Menge sitzen, scheiden Wasser und ein eiweißlösendes Enzym aus. Ähnliche schuppenartige Wassersekretionsorgane sind auf der Innenseite der sogenannten Wasserkelche der Bignoniazee Spathodea campanulata verteilt. Durch ihre Sekretionstätigkeit wird der vollkommen geschlossene sackartige Kelch ganz mit Wasser angefüllt.

Die Nektarien und zwar vor allem die außerhalb der Blütenregion befindlichen, sogenannten extrafloralen Nektarien, sind oft rein epidermale Gebilde und bestehen aus palissadenartig gestellten, dünnwandigen Epidermiszellen oder aus zarten substanzreichen, keulen- oder schuppenförmigen Haaren, die nebeneinander stehen (so z. B. an den Nebenblättern von Vicia Faba). Die floralen, d. h. also die in den Blüten vorkommenden Nektarien bestehen meist aus einem subepedermalen Komplex kleiner dünnwandiger Zellen. Die Funktion der Nektarien ist in der Ausscheidung zuckerhaltiger Säfte gegeben, welche in der Blütenregion zur Anlockung der die Bestäubung vermittelnden Insekten bestimmt sind, bei den extrafloralen Nektarien aber eine nicht aufgeklärte Bedeutung haben.

Zu großen, wasserhaltigen Blasen sind einzelne Epidermiszellen von Mesembryanthemum crystallinum ausge-

wachsen, wodurch die Pflanze wie mit Wassertropfen bedeckt erscheint.

Manche Haargebilde haben eine absorbierende Funktion. Vor allem ist diese für die schildförmigen Schuppen nachgewiesen, welche an den Blättern epiphytischer Bromeliazeen sitzen. Besonders zahlreich sind sie bei Tillandsia usneoïdes, einem wurzellosen Epiphyten. Bei den Trichterbromelien (z. B. Nidularia) sitzen sie auf der Oberseite der trichterförmig zusammenschließenden Blätter. Die Struktur der Schuppen ist sehr sinnreich. Bei Trockenheit liegen sie dem Blatt eng an; tritt Wasser hinzu, so wird dies kapillar unter die Schuppe gesogen und vermag bestimmte an der Anheftungsstelle der Schuppe befindliche, leicht wasserdurchlässige Zellwände zu passieren. Dadurch daß diese Zellen jetzt turgeszent werden, wird die ganze Schuppe gehoben und das Eindringen des Wassers erleichtert.


Fig. 63. Wurzelhaare (n. Belzung).

Typische Absorptionsorgane sind die Wurzelhaare. Sie stellen einzellige, schlauchartige Ausstülpungen der Wurzelepidermis dar (Fig. 63), welche in das umgebende Erdreich hineinwachsen, sich innig an die Bodenpartikelchen schmiegen und ihnen das Wasser entreißen. Sie entstehen in einiger Entfernung hinter dem Vegetationspunkt der Wurzeln und haben nur eine beschränkte Lebensdauer, so daß immer nur eine begrenzte Zone hinter der Wurzelspitze von dem Wurzelhaarfilz umgeben ist. Wurzelhaare finden sich auch bei schwimmenden Wasserpflanzen z. B. bei Trianea bogotensis, Pistia stratiotes u. a.

Dem gleichen Zweck, aber auch der Befestigung, dienen die Rhizoide, wie sie sich bei Moosen und Lebermoosen, sowie an den Prothallien der Farne finden. Auch sie stellen lange, schlauchartige, ein- oder mehrzellige Haare dar, welche mit dem Substrat fest verwachsen.

Wenn sich auch tiefer liegende Schichten an der Bildung eines über die Oberfläche der Pflanze herausragenden Organs beteiligen, dieses also die Auswucherung eines ganzen Rindengewebskomplexes darstellt, spricht man von Emergenzen. Ein Beispiel hierfür sind die sogar von einem Gefäßbündelausläufer durchzogenen Tentakeln von Drosera, die oben ein Köpfchen tragen. Dieses scheidet Schleim sowie ein verdauendes Enzym aus. Die Tentakeln sind reizbar und vermögen sich über gefangenen Objekten zusammenzuneigen. Auch die Stacheln der Rose sind Emergenzen, desgleichen z. B. der Fuß, in welchem das Brennhaar von Urtica sitzt (Fig. 61).

2. Das Leitgewebesystem

besteht seiner Funktion, Stoffe zu leiten, entsprechend aus Zügen langgestreckter Zellen. Diese haben bei primitiven oder wieder reduzierten Leitgeweben und da, wo es sich nur um langsamen Transport von Zelle zu Zelle handelt, keine besonders auffällige Bauart, erfahren aber von den Gefäßkryptogamen an eine weitgehende Differenzierung und charakteristische Anordnung, indem sie zu sogen. Gefäßbündeln (Fibrovasalbündeln, Leitbündeln) vereinigt sind. Diese durchziehen als derbe Stränge die Stengel und Wurzeln und als Adern die Blätter. Man kann zwei Hauptbestandteile in ihnen unterscheiden (Fig. 64), nämlich das der Leitung plastischer Stoffe dienende Phloem (Siebteil, Kribralteil) dessen charakteristische Elemente die Siebröhren sind, und das vorwiegend wasserleitende, durch seine Tracheen

und Tracheiden gekennzeichnete Xylem (Holzteil, Gefäßteil, Vasalteil). Die Hauptelemente der Leitbündel, Tracheen, Tracheiden und Siebröhren kommen aber auch gelegentlich isoliert vor. So werden Knollen von isolierten Gefäßen durchzogen, und im Mark mancher Pflanzen finden sich isolierte

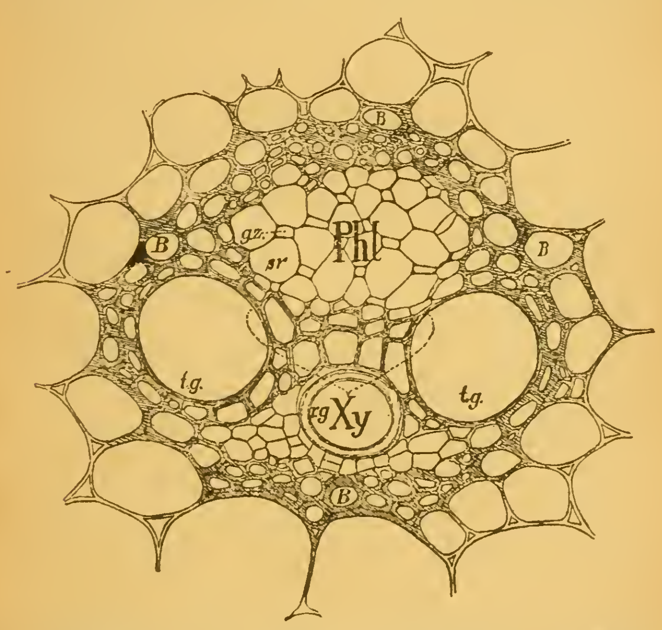


Fig. 64. Gefäßbündel von Zea Mays im Querschnitt. Phl Phloem, Xy Xylem; B Bastscheide, sr Siebröhren; gz Geleitzellen; tg Tüpfelgefäße, rg Ringgefäßtracheide.

Siebröhren. Ungewiß ist es, ob man das Milchsaftsystem als Leitungsgewebe ansprechen muß.

Sieb- und Gefäßteil können im Gefäßbündel in verschiedener Weise angeordnet sein. Der gewöhnliche Fall ist der, daß sich beide Bestandteile einseitig berühren, also parallel miteinander verbunden sind. Ein solches Gefäßbündel heißt kollateral. Oft, z. B. bei den Kukurbitazeen, den Solanazeen

usw., ist aber das Xylem auf zwei Seiten von je einem Phloemstrang flankiert. So entsteht ein bikollaterales Gefäßbündel. Anders noch pflegt das Leitsystem der Wurzeln gebaut zu sein. Sie werden von einem einzigen zentralen großen Gefäßbündel (Zentralzylinder) durchzogen, in welchem radial angeordnete Xyleme und Phloeme miteinander alter-

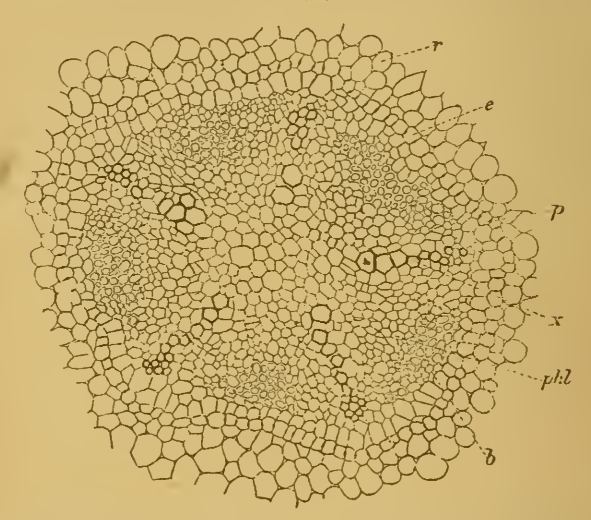


Fig. 65. Querschnitt durch die Wurzel von Vicia Faba. r Rinde; e Endodermis; x Xylem; phl Phloem; b Bast; p Perizykel, * das jüngste Gefäß der Reihe.

nieren (Fig. 65). Ein solches Gefäßbündel heißt radial. Auch viele Wasserpflanzen (Helodea) besitzen solche zentralen, allerdings mehr oder weniger reduzierten Gefäßbündel im Stamm (Fig. 66). Bei Hippuris kommt eine Anordnung der Leitelemente zustande, die noch ausgeprägter bei Pteridophyten und Rhizomen von Monokotylen auftritt. Es wird nämlich der eine Teil konzentrisch vom anderen umhüllt. Solche konzentrische Gefäßbündel finden sich z. B. bei Farnen, wo der in der Mitte gelegene Vasalteil vom Kribral-

teil, und im Rhizom von Iris, wo der zentrale Vasalteil vom Kribralteil eingeschlossen wird. Radiale und konzentrische Gefäßbündel sind von einem mehr oder weniger deutlichen von dem Grundgewebe abgesetzten gewöhnlich einschichtigen Mantel umgeben, der Endodermis, deren Zellen ganz oder teilweise verdickt, resp. verkorkt sind (Fig. 65, 66).

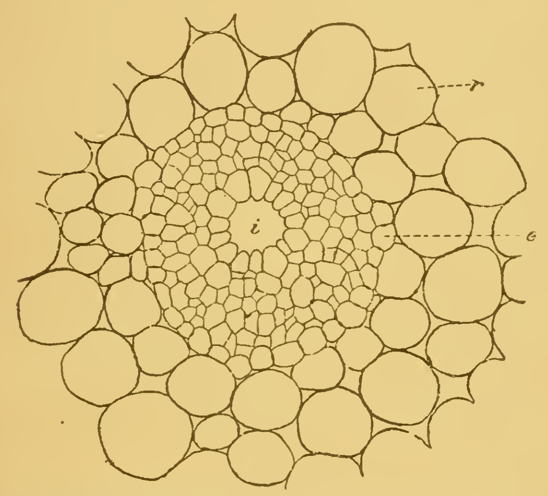


Fig. 66. Reduziertes zentrales Gefäßbündel von Helodea canadensis. i Interzellulargang; r Rinde, e Endodermis.

Das Phloem besteht vor allem aus den Siebröhren (Fig. 67). Sie sind aus Zellreihen hervorgegangen, deren Querwände siebartig durchlöchert sind. Früher meinte man, die Protoplasten der Siebröhren seien allgemein kernfrei. Neuerdings sind jedoch in manchen Fällen Kerne nachgewiesen. Der Protoplasmaschlauch ist immer sehr gut entwickelt. Er enthält Leukoplasten, in denen gelegentlich Stärke auftreten kann und umschließt einen mit klarer oder schleimiger Eiweißlösung erfüllten Saftraum. Infolge des Anschneidens der Stengel gerät (besonders bei

Kukurbitazeen) der durch die Siebporen kommunizierende Inhalt in Bewegung, staut sich aber an den Siebplatten, so daß hier charakteristische, nach Behandlung mit Jod als braune Pfröpfe deutlich sichtbare Ansammlungen entstehen.

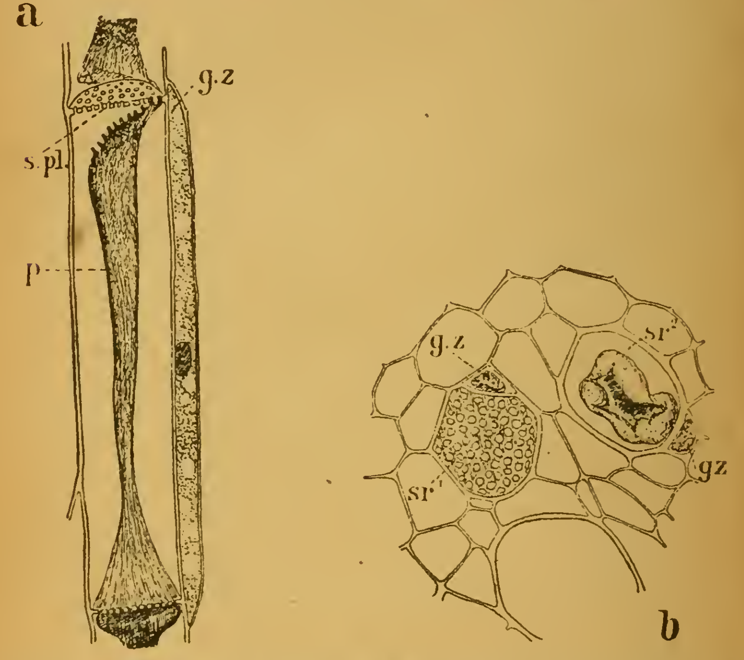


Fig. 67. Siebröhren des Kürbisses. a im Längs-, b im Querschnitt Bezeichnung wie Fig. 31. sr¹ Siebplatte, sr² Siebröhre in der Mitte durchschnitten, mit Plasmarest.

Die Siebporen können durch Auflagerung von Kallosesubstanz auf die Siebplatten geschlossen werden, was gewöhnlich im Alter geschieht, bei manchen Pflanzen aber auch periodisch zur Zeit der Winterruhe eintritt. Im Frühjahr wird dann der Verschluß durch Auflösung der Kallose wieder aufgehoben. Die Kallose ist ein Membranstoff, der sich z. B. mit Korallinsoda rot färbt. Neben jeder Siebröhrenzelle verläuft

ein Strang von Geleitzellen (Fig. 67), die sich durch reichlichen Plasmagehalt und großen Zellkern auszeichnen und mit den benachbarten Siebröhrengliedern durch zahlreiche quergestreckte Tüpfel verbunden sind. Bei Monokotylen bilden die Geleitzellen kontinuierliche, neben den Siebröhren verlaufende Stränge, während bei den Dikotylen die einzelnen Geleitzellen für gewöhnlich nicht in einer Reihe liegen. Gymnospermen und Pteridophyten fehlen die Geleitzellen.

Außer den Siebröhren und ihren Geleitzellen finden sich im Siebteil noch Kambiformzellen und Leitparenchym. Letzteres besteht aus etwas lang gestreckten, gewöhnlichen, zartwandigen Parenchymzellen, erstere stellen langgestreckte, lebende, an den Enden zugeschärfte dünnwandige Zellen dar. Das Leitparenchym fehlt den Monokotylen und Ranunkulazeen. Sehr gewöhnlich trifft man in der Nachbarschaft des Phloems Bastfaserstränge (Fig. 64, 68) an. Diese bestehen aus fest mit zugeschärften Enden ineinander verkeilten, dickwandigen und mit verholzter Mittellamelle fest verbundenen Bastzellen. Sie sind besonders entwickelt bei den Monokotylen, wo sie oft das ganze Gefäßbündel scheidenartig umgeben (Fig. 64). Bastbündel, sowie isolierte Bastzellen kommen aber auch sonst in der Rinde zerstreut vor. Das Phloem dient der Leitung der Eiweißstoffe in erster Linie.

Die charakteristischen Repräsentanten des Xylems sind die Tracheen in ihren mannigfachen oben geschilderten Formen, sowie die Tracheiden. Beides sind tote Elemente, die durch partielle Verdickung ihrer Membranen ausgezeichnet sind. Dadurch besitzen sie trotz der starken Aussteifung, die sie benötigen, eine ausgiebige Durchlässigkeit für Wasser, die im besonderen auch durch die einfachen und die Hoftüpfel gesteigert wird. Da wo mehrere Gefäße, resp. Tracheiden, aneinanderstoßen, treten zweiseitig behöfte Tüpfel auf, an den Berührungsstellen mit Parenchym einseitig behöfte.

Außer diesen Elementen gibt es im Vasalteil noch Vasalparenchym von gewöhnlichem Bau, das auch mehr oder weniger stark verdickte und verholzte Wandungen zeigen kann. Die Tracheen und Tracheiden dienen dem Transport des Wassers.

Das Leitparenchym, wie es sich sowohl im Xylem als auch im Phloem findet, kommt auch in Form einschichtiger Lagen dünnwandiger Zellen vor. So sind z. B. die Gefäßbündel in den Blättern oft von einer solchen Schicht umgeben. Die langgestreckten Zellen derselben führen Zucker und kleine Körnchen transitorischer (d. h. nur vorübergehend deponierter) Stärke.

Die Gefäßbündel gehen aus Zügen langgestreckter Zellen hervor, welche in einiger Entfernung von dem Vegetationspunkte sich aus dem Grundgewebe heraussondern und dadurch entstehen, daß sich die Zellen vorwiegend durch Längs-weniger durch Querwände teilen. Diese als Prokambiumstränge bezeichneten Gewebe bleiben in der Zone der stärksten Streckung noch wenig oder gar nicht differenziert. Dann treten primitive Siebröhren und Gefäße auf, jene an der äußeren, diese an der inneren Flanke der Prokambiumstränge. Man bezeichnet sie als Kribral- resp. Vasalprimanen. Die letzteren bestehen (Fig. 64, 23) aus engen Ringgefäßen, d. h. also aus Elementen, die noch nicht so starr sind, daß sie nicht noch der Längsstreckung folgen könnten. Sie ebenso wie die Kribralprimanen werden weiterhin zerrissen, zusammengedrückt und verschwinden mehr oder weniger vollständig. Auf die Ringgefäße folgen nach innen zu weiterhin Kombinationen von Ring- und Spiralgefäßen, d. h. solche Gefäße, bei denen zwischen den Ringen Spiralstücke eingeschaltet sind, dann Spiralgefäße mit immer enger gelagerten Spiralstreifen und schließlich Netz-, Leiter- und Tüpfelgefäße. Von der andern Flanke werden gleichfalls von der Mitte des Gefäßbündels aus neue Phloemelemente angelegt, so daß in der Nähe der mittleren Zone die jüngsten Elemente der Gefäß-

bündel liegen. Die mittlere undifferenzierte, als Rest des Prokambiumstranges aufzufassende Partie kann schließlich, wie es bei den Monokotylen der Fall ist, gänzlich in der Bil-

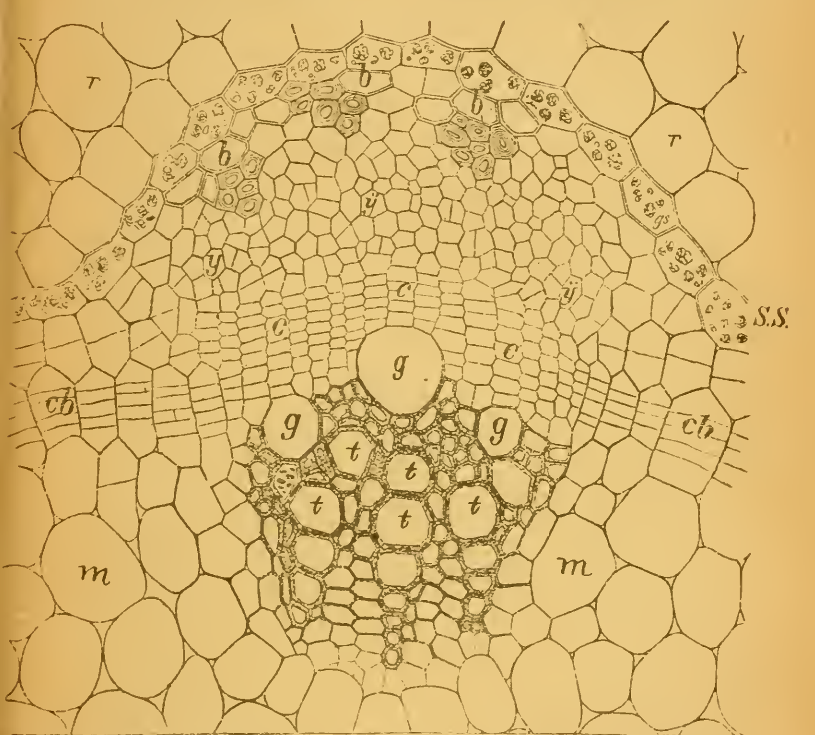


Fig. 68. Gefäßbündel von Ricinus communis: r Rinde; m Mark; b Bastfasern; y Phloem; c Kambium; g, t Xylem; cb interfaszikulares Kambium; s.s. Stärkescheide (nach Sachs).

dung der Leitelemente aufgehen, so daß also Phloem und Xylem unmittelbar in der Mitte aufeinanderstoßen (Fig. 64). Ein solches Gefäßbündel heißt geschlossen. Oder aber es wird ein mittlere embryonale Partie ausgespart, so daß das Gefäßbündel offen (d. h. weiterer Entwicklung fähig) bleibt (Fig. 68). Solches ist bei den Dikotylen und Gymnospermen

der Fall. Die embryonale, aus zartwandigen plasmatischen Zellen bestehende Partie wird als Kambium bezeichnet. Es bleibt teilungsfähig, solange überhaupt Wachstum und Differenzierung erfolgt, und spielt bei dem Dickenwachstum der mehrjährigen Pflanzen eine wichtige Rolle.

Leitungsbahnen von dem geschilderten typischen Bau finden sich erst bei den höheren Pflanzen und zwar von den Pteridophyten an aufwärts. Die niederen Pflanzen besitzen entweder keine anatomisch wohl charakterisierbaren Leitelemente oder sehr primitive. Unter den Algen sind es die großen Tange, welche in ihrem Thallus siebröhrenartige Elemente besitzen. Wasserleitende Elemente brauchen natürlich die niedersten Pflanzen, welche alle im Feuchten leben, nicht. In primitiver Form treten sie zuerst bei den Moosen auf. Bei den höchstentwickelten Formen (z. B. Polytrichum) kann man in der Mitte des Stämmchens einen Strang von langgestreckten Zellen unterscheiden, welche Wasser leiten, und der von einer Lage siebröhrenartiger eiweißleitender Zellen umgeben ist. Beide Zelltypen zeigen noch nicht die charakteristische Ausbildung der entsprechenden Elemente der höheren Pflanzen, im besondern sind die wasserleitenden Zellen ohne Verdickungsleisten. Durch Reduktion haben sich die Wasserleitungsbahnen vieler Wasserpflanzen vereinfacht. Bei Hippuris finden sich noch wenige Gefäße, bei der ganz untergetauchten Helodea hingegen sind diese gänzlich verschwunden (Fig. 66). Aber auch unter normalen Umständen gibt es in der Pflanze reduzierte Gefäßbündel. So sind vor allem die Gefäßbündelendigungen im Blatt sehr einfach gebaut. Der Gefäßteil besteht nur aus einer oder wenigen Reihen von Tracheiden, das Phloem endigt gewöhnlich noch früher, so daß oft das äußerste Ende der Gefäßbündel allein von den Tracheiden gebildet wird.

Der Verlauf der Gefäßbündel in der Pflanze läßt eine

Reihe von Verschiedenheiten erkennen. Wenn wir mit den Blättern beginnen, so gibt es hier zwei Haupttypen des Gefäßbündelverlaufs oder der Nervatur. Die Nerven verlaufen einmal parallel oder bogig nebeneinander und sind nur durch sehr feine Querverbindungen miteinander verbunden. Solche Blätter heißen parallel- oder bogennervig und sind besonders typisch bei den Monokotylen vorhanden. Wenn hingegen, wie es bei den Dikotylen (aber auch bei der Monokotylenfamilie der Dioskoreazeen) die Regel ist, die Nervatur ein sich immer feiner verzweigendes Netz- oder Maschenwerk bildet, so spricht man von netznervigen Blättern Letzterer Typus kann noch in zwei Unterabteilungen gesondert werden. Durchzieht nämlich nur ein Hauptnerv das Blatt, an dem dann das sukzessiv immer feiner werdende Netzwerk sich anschließt, so heißt die Nervatur fiedernervig, sind hingegen mehrere von der Basis des Blattes aus divergierende Hauptnerven vorhanden, so liegt ein handnerviges Blatt vor. Schließlich gibt es noch zahlreiche Übergänge und Besonderheiten, die hier übergangen werden. Erwähnt sei noch, daß die einfachen Blätter der Koniferen, Moose, Kasuarinen, Schachtelhalme und vieler Farne, sowie die reduzierten Nieder-, Blüten- und Wasserblätter vieler Angiospermen, entweder nur einen Nerv oder mehrere einfache oder verzweigte besitzen, jedoch niemals Anastomosen erkennen lassen. Die aus den Blättern durch den eventuell vorhandenen Blattstiel in den Stamm eintretenden Leitbündel werden als Blattspurstränge bezeichnet. Die Blattspur kann entweder aus einem einzigen Bündel oder aus mehreren bestehen. Außer den Blattspursträngen verlaufen im Stamm noch solche Gefäßbündel, welche nicht in den Blättern endigen. Diese heißen stammeigene Gefäßbündel. Bei den Dikotylen verlaufen die Blattspurstränge eine längere oder kürzere Strecke senkrecht im Stamm abwärts, wobei sie sich auch oft verzweigen

können, und vereinigen sich dann in gesetzmäßiger Weise mit den von oberhalb herabkommenden Spursträngen, resp. mit ihren Verzweigungen oder aber auch mit den stammeigenen Bündeln. Es entsteht so ein gittrig gebauter Zylinder, der auf dem Querschnitt die Gefäßbündel in ringförmiger Anordnung zeigt (Fig. 72). Diese ist für die meisten Dikotylen bezeichnend. Im Gegensatz zu ihnen zeigt der Monokotylenstamm auf dem Querschnitt eine zerstreute Verteilung der Gefäßbündel (Fig. 69). Diese kommt dadurch zustande, daß die aus dem Blatt austretenden zahlreichen Stränge schräg bis gegen die Mitte des Stammes zu laufen, um dann wieder in flachem Bogen nach der Peripherie umzubiegen und sich hier mit anderen Bündeln zu vereinigen.

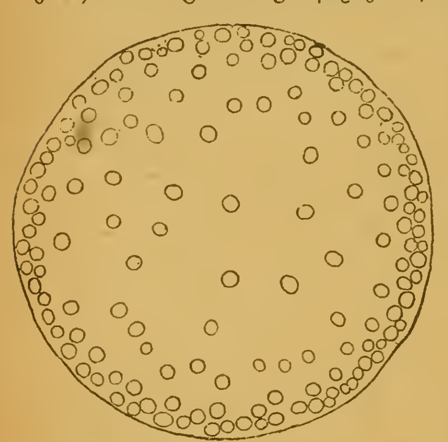


Fig. 69. Querschnitt durch einen Maisstengel.

Bei einem Querschnitt werden deshalb überall Gefäßbündel getroffen; doch pflegen sie gegen die Peripherie des ganzen Komplexes dichter gelagert zu sein als in der Mitte. Bei vielen Farnen stellt das Gefäßbündelsystem des Stammes einen regelmäßig maschigen Hohlzylinder dar. Die Maschen befinden sich jedesmal an den Stellen, wo die Blätter sitzen, die aus ihnen austretenden Blattspurstränge setzen sich ohne weiteres an die Ränder der zugehörigen Masche an. Bei anderen Farnen, z. B. beim Adlerfarn, Pteris aquilina, auch bei den Selaginellen verlaufen die konzentrischen Gefäßbündel getrennt voneinander im Stamm. Die einfachste Verteilung stellt der

ungeteilte axiale Strang dar, wie er bei Moosen, bei den Lykopodien, bei vielen Wasserpflanzen und vor allem in der Wurzel vorliegt.

3. Das mechanische System.

Alle Teile einer Pflanze müssen eine gewisse Festigkeit besitzen, um den drückenden, ziehenden, biegenden und scherenden Kräften wirksam begegnen zu können, welche durch Angriff von außen, durch das Gewicht der Teile, durch die zwischen den einzelnen Geweben im Innern entstehenden Spannungen ausgeübt werden. Schon das aus dünnwandigen Zellen bestehende Gewebe erreicht eine beträchtliche Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Insulte durch den Turgordruck der Zellen, welcher eine Straffheit des ganzen Gewebes bedingt. Doch würde diese Festigung nur in seltenen Fällen allein ausreichen. Wir bemerken deshalb in der Pflanze besondere Gewebearten und Einrichtungen, welche der Festigung dienen und diese Funktion entweder ausschließlich oder aber neben anderen ausüben. Im besonderen bezeichnet man die ersteren als mechanische Gewebe. Die beiden wichtigsten mechanischen Gewebe sind das Kollenchym und das Sklerenchym. Das Kollenchym (Fig. 26) besteht aus parenchym- oder prosenchymartigen Zellen, deren Wandungen nur partiel in den Kanten verdickt sind, während die mittleren Partien der Wände dünn bleiben. Sie besitzen selbst im ausgewachsenen Zustande einen lebenden Protoplasten und führen gewöhnlich Chlorophyll entsprechend ihrer Lage. Das Kollenchym befindet sich nämlich fast immer in peripherischen Teilen der Pflanze, gewöhnlich direkt unter der Epidermis. Die Dehnbarkeit und Wachstumsfähigkeit der Kollenchymzellen macht sie ausgezeichnet geeignet, um in noch jungen wachsenden Teilen die Festigung zu bewirken. Man findet es deshalb vornehmlich bei krautigen Pflanzen schon in der

Streckungszone, aber auch bei holzigen in den jungen Teilen der Rinde; außerdem in den Blattgelenken der Leguminosen, sowie in den Knoten der Gramineen, d. h. also wiederum da, wo die Gewebe ihre Beweglichkeit bewahren müssen. Doch leistet es natürlich in den ausgewachsenen Teilen ebenfalls seine Arbeit, wird aber hier sekundiert von anderen Geweben. Das Kollenchym ist, abgesehen von der Form seiner Zellen, leicht kenntlich an dem eigentümlichen hellen Glanz seiner Zellwände, die aus reiner Zellulose bestehen.

Als Sklerenchym soll die Gesamtheit aller Zellarten mit gleichmäßig stark verdickten Membranen bezeichnet werden. Als typische Vertreter dieser Gewebeart seien die Bastfasern zuerst erwähnt. Es sind gewöhnlich faserförmige (Fig. 19), d. h. an den Enden zugespitzte Zellen mit stark verdickten, von längs oder schief verlaufenden, spaltenförmigen Tüpfeln durchsetzten Wänden. Im entwickelten Zustand besitzen sie keinen lebenden Protoplasten mehr. Ihre Länge kann sehr bedeutend sein. Die Wandungen können aus reiner Zellulose bestehen, können aber auch verholzt sein. Die Bastzellen sind gewöhnlich zu strangartigen Geweben vereinigt, indem sie sich mit ihren zugeschärften Enden eng ineinander verkeilen.

Stets verholzt sind die Holzfasern, welche bei den Dikotylen vorkommen und sich von den Bastfasern im wesentlichen nur durch ihre Lagerung unterscheiden. Sie besitzen dieselbe langgestreckte Faserform, haben verdickte Wände, spaltenförmige Tüpfel und für gewöhnlich keinen lebenden Inhalt. Sie stellen die spezifisch mechanischen Elemente des Holzkörpers der Dikotylen dar (Fig. 76).

Diejenigen mit stark verdickten Membranen versehenen Zellen, welche keine ausgeprägte Faserform zeigen, sondern isodiametrisch verzweigte oder ganz unregelmäßige Form besitzen, werden als Sklereiden im engeren Sinne bezeichnet.

Sie haben an der Festigung des Gesamtkörpers oder -organs nur selten Anteil, erfüllen hingegen eine lokal beschränkte Festigungsaufgabe. So treten sehr häufig in der Rinde der Holzpflanzen isodiametrische, stabförmig verzweigte oder unregelmäßig geformte Sklereiden auf. Nester isodiametrischer Sklereiden finden sich im Fruchtfleisch der Birne, im Mark von Hoya carnosa, das bei anderen Pflanzen ganz aus dickwandigen Zellen bestehen kann. In den Blättern finden sich ferner sehr häufig isolierte, hier gern als Idioblasten bezeichnete Zellen, welche z. B. bei Hakea (Fig. 56) länglich sind und, radial im walzenförmigen Fieder stehend, wie die Speichen eines Rades angeordnet sind, bei Thea mit zackigen Enden versehen sind (Fig. 71). Auch die Epidermis kann sklerenchymatisch entwickelt sein, wie z. B. bei Pinus. Sehr häufig sind schließlich Sklereiden in Frucht- und Samenschalen. So besteht z. B. das Endokarp der Pflaume, Kirsche, Walnuß ganz aus harten Steinzellen. Gewöhnlich besitzen die Sklereiden eine deutlich geschichtete Membran, welche von vielen, oft auch verzweigten Tüpfelkanälen durchsetzt wird.

Die Verteilung der typisch mechanischen Gewebe in den verschiedenen Organen der Pflanze wird bestimmt durch die Anforderungen, die an ihre Festigkeit gestellt werden. Dies Prinzip kommt häufig ganz rein zum Ausdruck, in manchen Fällen wird es jedoch im Sinne eines Kompromisses modifiziert, wenn es mit anderen wichtigen Bauprinzipien kollidiert.

Bei der Beanspruchung auf Zug ist theoretisch nur der wirksame Querschnitt der mechanischen Elemente maßgebend, während ihre Anordnung ohne wesentliche Bedeutung ist. Es kommt also nur auf ihre Zahl an, weniger darauf, wo sie im Organ sich befinden. Praktisch ist es aber gleichwohl von Wichtigkeit, daß die mechanischen Elemente solcher Organe, welche vorzugsweise einem Zug begegnen müssen,

in möglichst kompakter Masse von zentraler Lage vereint sind. So sieht man z. B., wie bei den in erster Linie auf Zug beanspruchten Wurzeln und Rhizomen die mechanisch wirksamen Gewebe zu einem axilen Strange angeordnet sind. In anderen Fällen ist die zentrale Lagerung weniger deutlich, allgemein läßt sich jedoch eine reiche Ausbildung der mechanischen Elemente überall da konstatieren, wo die Pflanzenorgane starkem Zuge ausgesetzt sind.

Wichtiger sind die Einrichtungen, welche auf die Herstellung von Biegungsfestigkeit abzielen. Der vom Winde hin und her gebogene Halm oder Stamm samt seinen Blättern, die abspreizenden Zweige, welche ihr eigenes Gewicht und das der Blätter und Früchtemassen tragen müssen, alle diese Organe müssen biegungsfest gebaut sein. Bei Biegung werden die peripheren Schichten besonders stark beansprucht, während von hier gegen die Mitte zu Zug und Druck abnehmen und schließlich in einer mittleren zentralen Zone gleich Null werden. Soll also ein Gegenstand biegungsfest gebaut sein, so müssen vor allem die peripheren Schichten widerstandsfähig gegen Zug und Druck sein, während die mittleren nur als feste Verbindung jener peripheren Schichten eine Bedeutung haben und deshalb nach dem Prinzip der Ökonomie so weit reduziert werden können, als sie jenen Zweck noch erfüllen. So leistet ein Tragbalken nicht mehr in seiner gewöhnlichen Gestalt, als wenn man ihm durch teilweise Abtragung der Flankenpartien die Gestalt eines Doppel I-trägers gibt, wenn er also im Querschnitt I-förmig aussieht. Dabei hat aber die letzte Form vor der ursprünglichen den Vorzug, daß sie aus weniger Material besteht und dementsprechend leichter ist. Man bezeichnet das mittlere Verbindungsstück als Füllung, die beiden Teile, die durch sie verbunden werden, als Gurtungen. Je weiter die letzteren auseinander liegen, um so größer wird die Tragfähigkeit, d. h. also auch die Bie-

gungsfestigkeit. Sie müssen vor allem aus festem Material bestehen, während die Füllung leichter sein darf. Während ein I-Träger nur in einer Richtung biegungsfähig ist, ist die hohle Röhre nach allen Seiten biegungsfest. Man kann sie sich aus einer unendlich großen Zahl kleinster Gurtungen zusammengesetzt denken, welche seitlich eng untereinander verbunden sind. Wegen dieser seitlichen festen Verbindung

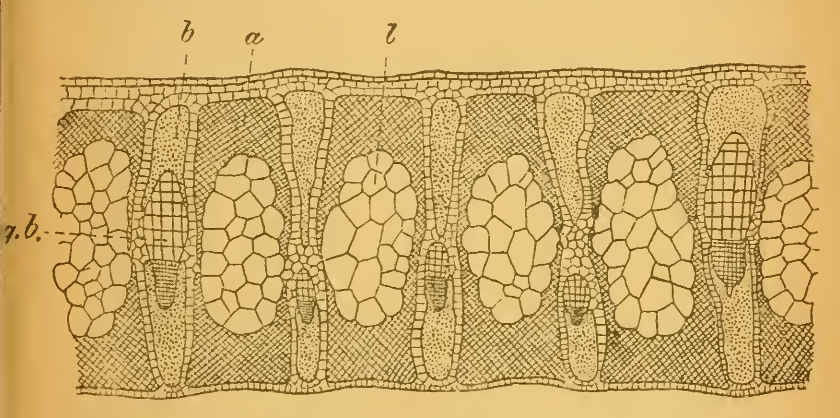


Fig. 70. Querschnitt des Blattes vom Phormium tenax; b Bastfaserstränge; g.b. Gefäßbündel; a Assimilationsgewebe; l tote, lufthaltige Zellen.

können die zu je einem Paar der Gurtungen gehörigen Füllungen ganz verschwinden.

Allgemein sehen wir nun, wie in der Tat in Pflanzenorganen, die auf Biegungsfestigkeit beansprucht werden, die wirksamen Elemente möglichst in die Peripherie rücken. So findet sich z. B. das Kollenchym stets ganz an der Peripherie, bei vierkantigen Stengeln krautiger Pflanzen bildet es die Hauptmasse der meist noch vorspringenden Kanten. Bei vielen Monokotylen sehen wir subepidermale Rippen, von Baststrängen gebildet. Dazu kommen die neben den Gefäßbündeln verlaufenden Bastbeläge, die um

so stärker sind, je weiter sie nach außen liegen. Oft ist ja hier der Stengel hohl, so daß also das Prinzip der hohlen Röhre rein zum Ausdruck kommt. In einem Blatt, wie dem vom Phormium tenax (Fig. 70), wird die einseitige Biegungsfestigkeit durch längs im Blatt verlaufende I-träger bewirkt, deren Gurtungen aus den starken Bastbelägen der parallel ziehenden Gefäßbündel und deren Füllungen von den letzteren selbst gebildet werden.

4. Das Grundgewebesystem.

Das Grundgewebe bildet das Füllmaterial, welches sich zwischen den Geweben bestimmter Funktion und dem Hautgewebe ausbreitet, ohne jedoch eine anatomische oder funktionelle Einheit zu bilden. Es besteht aus parenchymatischen Zellen. Die vom Licht noch erreichbaren peripheren Lagen führen Chlorophyll, fungieren also als Assimilationsgewebe, die tiefer liegenden sind farblos und dienen oft der Speicherung von Reservematerialien, oder der Aufnahme anderer Stoffwechselprodukte.

g) Primäre Anordnung der Gewebe in den Pflanzenorganen.

Die im vorstehenden beschriebenen Gewebsarten zeigen in den verschiedenen Teilen der Pflanze eine bestimmte Anordnung. Durchschneidet man einen jungen Sproß quer, so lassen sich von außen nach innen folgende Gewebe unterscheiden (Fig. 72). Unter der Epidermis liegt ein parenchymatisches Gewebe, dessen Zellen Chlorophyllkörner besitzen, welches also eine assimilatorische Funktion ausübt. Es wird als Rinde bezeichnet. Die unter der Epidermis befindlichen Zellen sind sehr häufig kollenchymatisch verdickt. Gewöhnlich enthalten viele Rindenzellen Gerbstoff in ihrem Zellsaft, auch kristallführende Zellen sowie Sklereiden finden

sich häufig. Der zentrale Teil des Stammes wird von dem Gefäßbündelzylinder eingenommen und ist gelegentlich, aber nicht immer gegen die Rinde durch einen einschichtigen Zellmantel abgegrenzt, die Stärkescheide, die ihren Namen von der Eigentümlichkeit ihrer Zellen, Stärke zu führen, bekommen hat. Bei Wasserpflanzen ist diese Schicht stärkefrei und wird hier als Endodermis bezeichnet. Im Gefäßbündelzylinder verlaufen die Gefäßbündel als Stränge, welche in ein parenchymatisches Grundgewebe eingebettet sind. Sie wenden ihren Siebteil nach außen und ihren Gefäßteil nach innen, und sind oft von Baststrängen begleitet, welche auf dem Querschnitt halbmondförmige, hell glänzende Gruppen auf der Außenseite oder auch auf der Innenseite bilden oder die Gefäßbündel in Form einer Scheide umgeben. Die bei den Dikotylen im Kreis angeordneten Bündel lassen als innerste Partie des Grundgewebes das Mark deutlich hervortreten. Es ist gewöhnlich ohne Chlorophyll, führt aber meist größere Mengen von Stärke, auch sklerenchymatische Elemente finden sich hier. Die Zwischenräume zwischen den Gefäßbündeln werden als Markstrahlen bezeichnet. Zwischen der Stärkescheide und der Bündelzone ist gelegentlich eine Schicht von Parenchym bemerkbar, die Perizykel genannt wird. Bei den Monokotylen hebt sich das Mark weniger deutlich ab, da die Gefäßbündel zerstreut liegen. Immerhin verdient auch hier das innere Gewebe, welches von weniger Bündeln durchzogen wird, die Bezeichnung Mark.

An der Wurzel hat die Epidermis gewöhnlich nur begrenzte Lebensdauer. Sie ist nur in der Nähe der Wurzelspitze intakt und trägt hier die Wurzelhaare, welche schlauchartige Ausstülpungen der Epidermiszellen darstellen. Unter der Epidermis befindet sich die Rinde, die aus einem gewöhnlich chlorophyllfreien Parenchym besteht und (z. B. bei vielen Gramineen und Zyperazeen) ebenfalls frühzeitig absterben

kann. Von ihr ist stets der Gefäßbündelzylinder scharf abgesetzt (Fig. 65), und zwar durch die Endodermis, einen einschichtigen Mantel von Zellen, welche lückenlos aneinanderschließen und deren radiale Wände verkorkt sind. Indem diese Wände einen leicht gewellten Bau besitzen, erscheinen sie auf dem Querschnitt als dunkle Streifen. Bei Monokotylen ist die Endodermis meist aus dickwandigen Zellen zusammengesetzt, zwischen denen einzelne dünnwandige Zellen als Durchlaßzellen fungieren und den Stofftransport in radialer Richtung bewirken. Auch gänzliche Verkorkung kann in den älteren Endodermen von Palmen, Gräsern und anderen Monokotylen eintreten.

Unter der Endodermis breiten sich einige Lagen Parenchymzellen aus, die das Perikambium oder Perizykel bilden, ein Gewebe, aus welchem die Seitenwurzeln entstehen. Es entwickelt sich dann ein kleinzelliger Komplex, die Anlage der jungen Seitenwurzel, welche im Verlauf ihres weiteren Wachstums das Rindengewebe durchbricht. Die Phloem- und Xylemstränge alternieren, indem zwischen den radial gestellten Xylemplatten die meist von Bastfasersträngen begleiteten Phloemgruppen liegen. Nach der Zahl der Gefäßstränge unterscheidet man di-, tri-, tetr- und polyarche Wurzeln. Die Gefäßteile, deren älteste Elemente nach außen und deren jüngste, gewöhnlich weit größere nach innen liegen, stoßen entweder in der Mitte zusammen und bilden so einen strahligen Körper, oder sie lassen ein zentrales Mark frei.

Eine besondere Ausbildung zeigen die Luftwurzeln vieler epiphytischer Orchideen und Arazeen. Die äußere Partie der Rinde besteht hier aus abgestorbenen, mit netzförmigen Leisten ausgesteiften Zellen (Fig. 24) und ist gegen die innere grüne, mit einzelnen tracheidalen Zellen versehene Rindenpartie durch eine besondere Grenzschicht, die äußere Endodermis abgesetzt. Die schwammartige äußere

Hülle, das velamen radicum, dient der Aufsaugung von Wasser.

Das Blatt (Fig. 71) wird auf Ober- und Unterseite von der Epidermis überzogen, die namentlich oben in seltenen Fällen mehrschichtig sein kann (wie z. B. bei Ficus elastica,

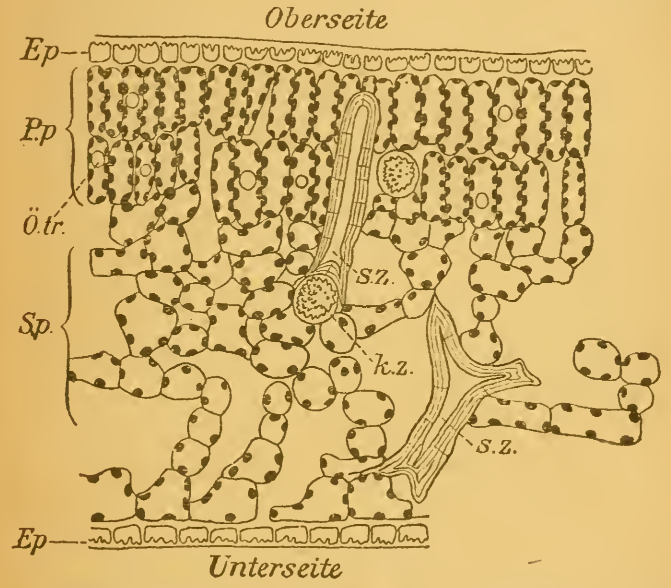


Fig. 71. Blattquerschnitt von Thea japonica. Ep Epidermis; Pp. Palisadenparenchym; Ö.tr. Öltropfen; S.p. Schwammparenchym; s.z. Sklerenchymzellen; k.z. Kristallzellen.

bei Peperomia u. a.), gewöhnlich aber einschichtig ist. Sie ist gewöhnlich nur an der Unterseite von Spaltöffnungen durchbrochen. Das Grundgewebe des Blattes stellt ein lockeres, mit wohl entwickeltem Interzellularsystem versehenes Parenchym dar, welches von den Gefäßbündeln durchzogen wird. Es heißt Mesophyll und kann bei unentwickelten Blättern, wie z. B. den Blumenblättern, aus einer einheitlichen Gewebeart bestehen. Im typischen dorsiventralen Laubblatt lassen

sich jedoch zwei Lagen des Mesophylls sehr deutlich unterscheiden, nämlich das Palisaden- und das Schwammparenchym. Ersteres schließt sich unmittelbar an die Epidermis an und besteht aus einer oder mehreren Schichten von Zellen, welche senkrecht zur Blattfläche gestreckt sind und parallel nebeneinander liegen. Sie sind reichlich mit Chloroplasten versehen und stellen das eigentliche Assimilationsgewebe des Blattes dar. Das Schwammparenchym nimmt die untere Hälfte des Mesophylls ein. Es ist lockerer gebaut, die Zellen, welche weniger Chloroplasten führen, hängen mit armartigen Fortsätzen zusammen. Oft lassen sich deutlich differenzierte Sammelzellen unterscheiden, mit denen das Palisadenparenchym an das Schwammparenchym angeschlossen ist. Gewöhnlich neigen dann mehrere Palisadenzellen zu einem Bündel sich zusammen und werden von einer Sammelzelle begrenzt (Fig. 22). Sehr häufig finden sich Sklereiden, Kristallzellen, Sekretbehälter im Blatt. Die das Blatt durchziehenden Gefäßbündel kehren ihren Holzteil der Oberseite, ihren Siebteil der Unterseite des Blattes zu. Außer dieser für das typische Dikotylenlaubblatt charakteristischen Bauart gibt es noch zahlreiche andere. So sind die Monokotylenblätter etwas anders gebaut, die Blätter sukkulenter Pflanzen haben ein oft mächtiges Wassergewebe, welches das mittlere Blattgewebe einnimmt usf. Der Blattstiel zeigt ähnliche Struktur wie der Stengel, doch sind die Bündel gewöhnlich nicht ring-, sondern reihenweise oder bogig oder unregelmäßig angeordnet.

h) Dickenwachstum.

Das Gewebe, welches an den Vegetationspunkten gebildet wird, wächst zunächst, indem die einzelnen Zellen an Volumen zunehmen, in die Dicke, bis schließlich ein endgültiger Zustand erreicht ist. Dabei treten neue Zellteilungen

nicht mehr ein. Die Dicke, die so bei der Erstarkung des jugendlichen Gewebes erreicht wird, ist für gewöhnlich nicht beträchtlich, kann aber bei manchen Monokotylen sowie Farnen durch kolossale Verbreiterung des Vegetationskegels ziemlich bedeutend werden. Während bei den einjährigen krautigen Pflanzen die einmal erreichte Dicke später nicht mehr zunimmt, vergrößern andere Pflanzen ihren Querdurchmesser fortdauernd, was auf verschiedene Weise geschehen kann.

Ein seltener Fall ist durch manche **Palmen** gegeben. Hier, z. B. bei der Kokospalme, können sich nämlich die Zellen des Stammes nachträglich noch vergrößern, ohne sich zu teilen, so daß dadurch eine nach der Basis zu allmählich stärker werdende Verdickung zum Ausdruck kommt. Manche **Früchte**, wie z. B. der Kürbis, wachsen in die Dicke, indem das ganze Gewebe noch teilungsfähig bleibt. Eine Beschränkung der Zellteilungen auf eine bestimmte Zone tritt hier nicht ein, vielmehr verlaufen sie gleichmäßig im ganzen Gewebe.

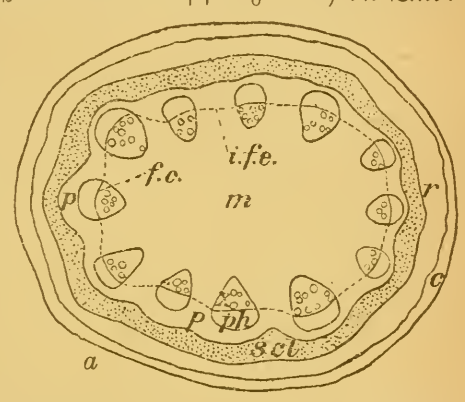


Fig. 72a. Aristolochia sipho. Querschnitt durch einen am Ende des ersten Jahres stehenden Zweig.

Alle übrigen Pflanzen aber, welche nach der Ausgestaltung ihrer vom Vegetationspunkt gelieferten Gewebe noch eine weitere, dauernde Zunahme der Dicke erfahren, bewirken dies durch besondere meristematische Zonen, die als **Kambien** oder Verdickungsringe bezeichnet werden (Fig. 72a). Sie stammen entweder direkt von den Urmeristemen der Vegetationspunkte ab oder entstehen sekundär, indem bestimmte

Zellen wieder in den embryonalen Zustand zurückkehren, sind also entweder primäre oder Folgemeristeme. Die Kambialzellen besitzen embryonalen Charakter, haben reichlichen plasmatischen Inhalt und dünne Membranen und liefern durch Teilungstätigkeit neues Zellenmaterial, das weiterhin

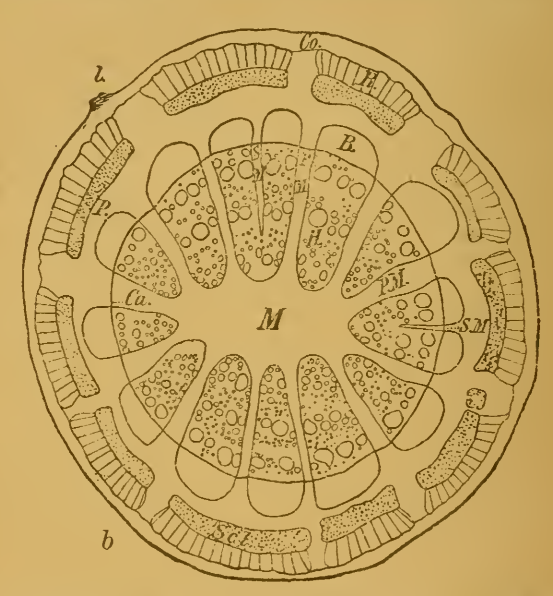


Fig. 72b. Querschnitt durch einen zweijährigen Zweig; M Mark; p Perizykel; P.M. primärer, S.M sekundärer Markstrahl; c Kambium; f.c. Faszikular-, i.f.c. Interfaszikularkambium; scl Sklerenchym; B. Bast; H. Holz; x Xylem; ph Phloem. R. Rinde; Co. Kollenchym; l. Lentizelle.

in einen seinen Aufgaben entsprechenden, definitiven Zustand übergeht. So werden den primären Geweben sekundäre hinzugefügt. Derartiges Dickenwachstum kommt den Stämmen und Wurzeln der stammbildenden Gymnospermen, Dikotylen und einigen Monokotylen zu. Selten zeigen auch Blätter innerhalb der Gefäßbündel einen beschränkten sekundären Zuwachs, wie z. B. die langlebigen Nadeln der

Nadelhölzer. Die eigentliche Dickenzunahme wird hauptsächlich vom Kambium im engeren Sinne geleistet, während das Phellogen äußere umhüllende Schichten liefert (Fig. 77).

In selteneren Fällen, welche vorwiegend etliche holzig werdende Kräuter umfassen, entsteht der Verdickungsring im Anschluß an einen vom Meristem des Vegetationspunktes angelegten Prokambiumring. Es werden hier nämlich zwischen den Prokambiumsträngen, aus denen die Gefäßbündel hervorgehen, verbindende prokambiale Zonen primär angelegt, aus denen sich später ein Kambium herausdifferenziert. Dies steht dann mit den innerhalb der Gefäßbündel als embryonalen Rest der Prokambiumstränge ausgesparten Faszikularkambien in primär festgelegter Verbindung. Die gewöhnliche Art der Entstehung des Kambiums bei den in die Dicke wachsenden Stämmen der Dikotylen und Gymnospermen ist die folgende: Inmitten der Gefäßbündel, zwischen dem Phloem und Xylem, befindet sich schon im jungen Sproß ein vom Urmeristem direkt abstammendes Meristem, das nach seiner Lage als Faszikularkambium bezeichnet wird (Fig. 68, 72 a). Zwischen diese Kambiumstreifen werden später sekundäre eingeschaltet, indem im Gewebe der primären Markstrahlen, d. h. in dem zwischen den Gefäßbündeln gelegenen Parenchym, Teilungen auftreten. Die durch diese Teilungen gebildeten neuen Kambialzonen, die in ihrer Gesamtheit das interfaszikulare Kambium darstellen, setzen sich unmittelbar an die faszikularen Kambialstreifen an und ergänzen diese, welche entsprechend der Anordnung der Gefäßbündel im Kreise liegen, zu einem vollständig geschlossenen Zylindermantel, der auf dem Querschnitt das charakteristische Bild eines aus dünnwandigen, tafelförmigen Zellen bestehenden, die Gefäßbündel durchziehenden und den Raum zwischen ihnen überbrückenden Ringes darbietet.

Die Kambialzellen haben die Gestalt einer länglichen flachen parallelwandigen Tafel, welche oben und unten dachartig zugeschärft ist. Die breite Fläche dieser Tafeln steht senkrecht auf den Radien des Stammes. Der Kambiumring besteht aus mehreren Lagen solcher Tafelzellen, die auf dem

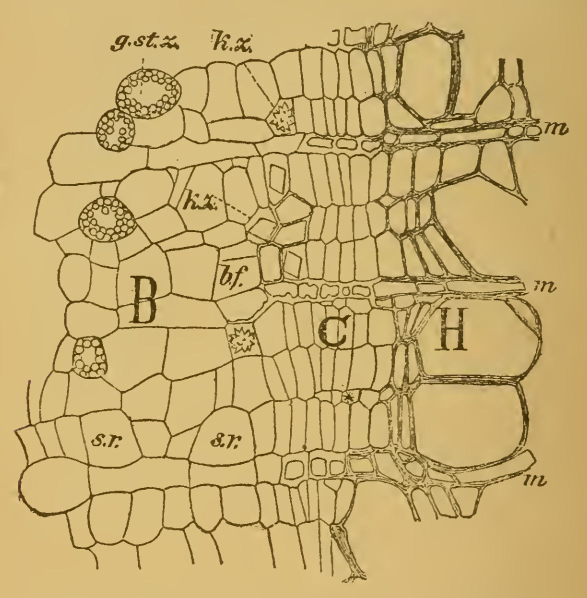


Fig. 73. Querschnitt durch einen Pappelzweig. C Kambium; B Bast; H Holz; g.st.z. Gerbstoffzellen; k.z. Kristallzellen; b.f. Bastfasern; s.r. Siebröhren; m Markstrahlen.

Querschnitt charakteristische, radiale Reihen bilden. Nur die mittleren Glieder derselben teilen sich fortdauernd tangential und stellen das eigentliche Meristem dar, während die an den Enden liegenden Zellen schon auf dem Wege der Ausgestaltung befindliche Deszendenten des Teilungsgewebes sind, die sich nicht mehr teilen, aber in der Form nur wenig von den Ursprungszellen abweichen. Es ist deshalb eine scharfe Sonderung der letzteren nicht wahrnehmbar, vielmehr bildet

die ganze zwischen den fertigen Geweben liegende Kambialzone einen ziemlich einheitlichen Komplex. Der Inhalt der Kambiumzellen ist der für embryonale Zellen überhaupt typische. Sie enthalten dichtes Plasma und gut ausgebildete Zellkerne. Der Verdickungsring beginnt alsbald seine Tätigkeit, indem seine Zellen sich tangential teilen und zwar nach außen sowohl als nach innen. Auf diese Weise werden fortdauernd neue Zuwachsschichten nach außen und innen geschoben, und das Kambium selbst bleibt immer mitten zwischen seinen Produkten eingeschaltet. Mit zunehmender Stammdicke muß das Kambium auch seinen Umfang vergrößern, doch scheint dies nicht durch radiale Teilungen zu geschehen, sondern, wie es bei der Eibe nachgewiesen wurde, durch Querteilungen. Die beiden Tochterzellen schieben sich dann in tangentialer Richtung aneinander vorbei.

Das gesamte nach innen gebildete Gewebe wird als *sekundäres Holz* oder auch als der Holzkörper des Stammes bezeichnet, während das gesamte nach außen nachgeschobene Gewebe *sekundärer Bast* oder die Bastzone schlechtweg heißt (Fig. 73). Der Zuwachs des Holzes ist bedeutend größer als der des Bastes. An den Stellen, wo das Kambium die primären Markstrahlen durchquert, wird nach beiden Richtungen Parenchym gebildet, so daß auch die *Markstrahlen* durch die Tätigkeit des Kambiums mitwachsen. Außer diesen primären Markstrahlen werden aber auch noch sekundäre neu angelegt, indem das Kambium an gewissen Stellen die Holz- und Bastproduktion aufgibt und zu der Bildung von Parenchym übergeht. Solche Markstrahlen endigen dementsprechend blind im Holze und reichen, je nach dem Zeitpunkt, wo ihre Bildung begann, mehr oder weniger tief in das Holz hinein. Primäre und sekundäre Markstrahlen setzen sich auch in den Bast hinein fort. Das Mark wird beim Dickenwachstum nicht verändert, höchstens können seine Zellen ver-

dickt werden. Die primären Gefäßteile, welche in das Mark hineinragen, bilden eine ring- oder kronenartige Figur, die als Markkrone bezeichnet wird (Fig. 74)



Fig. 74. Querschnitt durch einen Lindenzweig. M Mark, Mk Markkrone, H Holz; C Kambium; p.Ms primäre Markstrahlen; J.R Jahresring; R Rinde; K Kork.

Das Kambium arbeitet in Klimaten von ausgesprochener Periodizität nicht gleichmäßig das ganze Jahr hindurch, sondern zeigt zu gewissen Zeiten eine erhöhte, zu anderen eine reduzierte Tätigkeit. Außerdem wechselt die Form, die Farbe und die Menge der einzelnen das Holz zusammensetzenden Elemente. In unseren Breiten verfällt gegen Ende August

das Kambium in einen Ruhezustand, der den ganzen Winter über anhält. Im Frühjahr, wenn die Säfte steigen, nimmt es seine Tätigkeit wieder auf, bildet neben den üblichen Holzzellen weite und zahlreiche Gefäße und Tracheïden und entspricht damit den erhöhten Leitungsbedürfnissen. Gegen den Sommer nimmt die Weite der Gefäße ab, ja sie können sogar ganz verschwinden; auch der radiale Durchmesser der übrigen Holzzellen verringert sich, und die Dicke der Membranen nimmt zu. Auf diese Weise wird das Holz dichter und dunkler und bleibt so den Winter über. Wenn dann im Frühjahr die Bildung des porösen Frühholzes wieder einsetzt, kommt eine bereits mit bloßem Auge deutlich sichtbare Linie zustande, die man als Jahresring bezeichnet (Fig. 74). Diese konzentrischen Ringe gestatten im allgemeinen eine Bestimmung des Alters der Stämme. Bei tropischen Bäumen, die in ganz gleichmäßigem Klima wachsen, treten solche gesetzmäßigen Ringbildungen nicht auf; doch gilt dies nicht für alle tropischen Bäume. Solche, die in abwechselnd feuchtem und trocknem Klima leben, bilden ebenfalls entsprechend dieser regelmäßigen Periodizität des Klimas Jahresringe. Die Bastbildung hält noch ziemlich lange im Herbst an; es kommt aber die Jahresringbildung im Bast, wenn überhaupt, so doch nur in schwachem Maße zum Ausdruck.

i) Der Bau des sekundären Holzkörpers.

Der Holzkörper der meisten Gymnospermen ist sehr einfach gebaut. Er besteht fast ausschließlich aus Tracheiden, welche in radialen Reihen angeordnet sind (Fig. 75). Sie tragen vorwiegend an ihren radialen Wänden große behöfte Tüpfel. Man sieht infolgedessen z. B. bei dem Kiefernholz, auf radialen Längsschnitten die Hoftüpfel in der Aufsicht, auf tangentialen Längsschnitten im Querschnitt. Holzfasern fehlen gänzlich, desgl. Gefäße. Wohl aber wird etwas Holz-

parenchym gebildet, in welchem bei Kiefern, Fichten und Lärchen schizogene Harzkanäle verlaufen. Eine Ausnahme unter den Gymnospermen bilden die Gnetazeen, bei welchen auch Gefäße im Holz vorkommen. Zwischen die in der Längsrichtung des Stammes gestreckten Tracheidenmassen sind quer dazu verlaufende Markstrahlen eingekeilt. Diese sind einschichtige 5 bis 10 Zellreihen hohe Bänder, deren Zellen parenchymatischen Charakter tragen. Die am Rande befindlichen sind tot und haben unregelmäßige Verdickungsleisten, wodurch sie einen tracheidalen Charakter annehmen, die in der Mitte verlaufenden führen lebende Protoplasten, in denen reichliche Stärkemengen enthalten sind. Mit den Tracheiden stehen die tracheidalen Elemente der Markstrahlen durch behöfte, die lebenden durch einfache weite Tüpfel in Verbindung.

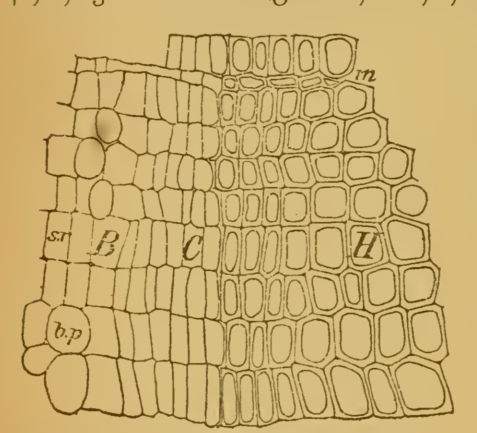


Fig. 75. Querschnitt durch einen Kiefernzweig. H Holz; C Kambium; B Bast; s.r Siebröhren; b.p Bastparenchym; m Markstrahl.

Das Holz der Dikotylen ist mannigfaltiger zusammengesetzt, und die Anordnung der Elemente ist weniger regelmäßig. Es finden sich hier (Fig. 76): 1. Gefäße, d. h. tote aus Zellfusionen hervorgegangene Kanäle mit verschiedenartiger Wandverdickung (vergl. Seite 31). 2. Tracheiden, d. h. tote rings geschlossene, langgestreckte Zellen, welche ähnliche Wandverdickungen aufweisen wie die Gefäße. 3. Holzfasern (oder Libriformfasern). Dies sind ebenfalls tote

Zellen von langgestrecktem, faserartigem Bau, deren Wandungen gleichmäßig verdickt und mit spaltenförmigen Tüpfeln versehen sind. 4. Holzparenchym, das meist ziemlich gut entwickelt ist. Es besteht aus kleinen oder größeren Gruppen parenchymatischer, lebender, gewöhnlich stärkeführender Zellen,

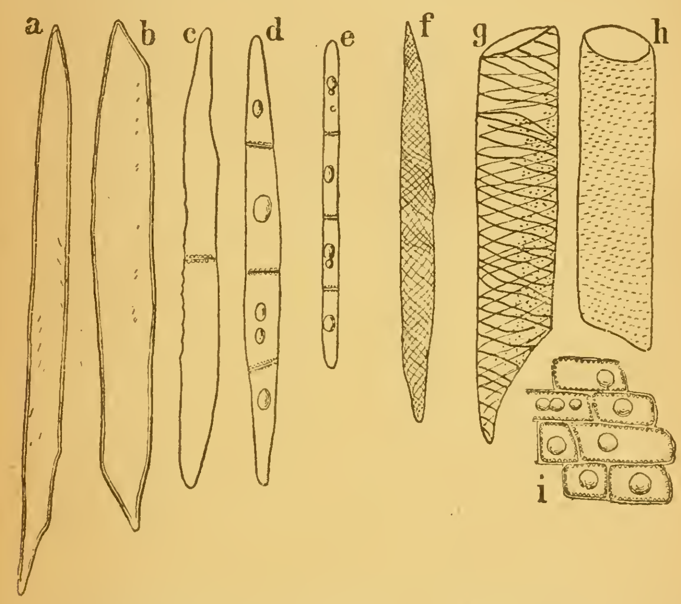


Fig. 76. Durch Mazeration isolierte Elemente des Lindenholzes. a, b Holzfasern; c, d gefächerte Holzfasern; e vier Holzparenchymzellen; f Spiraltracheide; g Spiralgefäßglied; h Tüpfelgefäßglied; i Markstrahlzellen; d, e, i lebend, die übrigen tot.

deren Wandungen nicht verdickt sind. 5. Elemente der Markstrahlen. Sie stellen rechteckige, parenchymatische Zellen dar mit lebendem Inhalt, führen dementsprechend auch gewöhnliche Stärke. Die Wände sind schwach verdickt und mit zahlreichen Tüpfeln versehen. Zwischen Holzfasern und Holzparenchym kommen verschiedene Übergänge vor. So können die Holzfasern ihren lebendigen Inhalt behalten und werden

dann als Ersatzfasern bezeichnet. Haben sie sich außerdem noch in mehrere Zellen gefächert, so spricht man von gefächerten Holzfasern.

Die Tracheen, Tracheïden und Libriformfasern werden nicht zu großen Komplexen unter sich vereinigt, sondern sind durcheinander gemischt. Die Markstrahlen stellen wiederum parenchymatische Bänder dar, welche quer zum Faserverlauf der obigen Elemente zwischen dieselben eingekeilt sind. Sie sind ein- oder mehrschichtig und verschieden hoch. Das Holzparenchym verbindet die Gefäße unter sich und mit den Markstrahlen, stellt also ein netzartiges Gewebe dar, welches die leitenden Elemente des Holzkörpers in gegenseitige Verbindung bringt. Im einzelnen kann seine Anordnung sehr verschieden sein. Erwähnt seien zwei Haupttypen. In dem einen Falle bildet das Parenchym tangential angeordnete Binden, und die Gefäße lehnen sich diesen Binden an oder sind in sie eingebettet. Im zweiten Falle umgibt es die Gefäße allseitig oder nur zum Teil, ohne daß tangentiale Binden hervortreten. Was die Funktion der einzelnen Bestandteile des Holzkörpers anbetrifft, so dienen Tracheen und Tracheïden in erster Linie der Wasserleitung. Da jedoch besonders im Frühjahr in den Wasserleitungsbahnen auch Zucker gefunden wird, kommt neben der Wasserleitung zeitweilig wohl auch eine Leitung organischer Stoffe, vor allem des Zuckers hinzu. Dieser stammt aus dem Holzparenchym und den Markstrahlen, welche somit auch als Speicherorgane anzusehen sind, in welche der Baum seine Reservestoffe deponiert. Da sie die einzigen lebenden Elemente im Holze sind, müssen sie ferner überall da eine wichtige Funktion spielen, wo die Lebenstätigkeit des Plasmas notwendig wird. Dies kann bei der Leitung des Wassers in den Gefäßen und muß wiederum bei der Speicherung, Auflösung und Leitung von Reservesubstanzen im Holz der Fall sein. Die radial ver-

laufenden Markstrahlen werden speziell die Leitung in radialer Richtung besorgen, indem sie einmal die Assimilate von der Rinde her in die Reservemagazine des wahrscheinlich auch als Speicherorgan in Betracht kommenden Stammes führen, andrerseits bei der Mobilisierung der Stoffe diese auf dem umgekehrten Wege zurückführen, resp. an die Gefäße abgeben. Sie stellen so radiale Verbindungen zwischen den beiden wichtigsten Leitsystemen her, nämlich zwischen den Siebröhren der Rinde und den Tracheen und Tracheiden des Holzes. Die Holzfasern besorgen die Festigung des Stammes, werden aber in dieser Funktion auch von den festgebauten Tracheen und Tracheiden unterstützt.

Einzelne dikotyle Holzpflanzen zeigen Abweichungen von der oben gegebenen typischen Zusammensetzung des Holzes. So hat die Magnoliazee Drimys nur Tracheïden, aber keine Gefäße; umgekehrt finden sich im Holz der Weiden, Pappeln, Feigen und vieler Leguminosen nur Gefäße. Die Lianen zeichnen sich durch ganz besonders weite Gefäße und hohe Markstrahlen aus.

Ferner sind hier die Veränderungen zu erwähnen, welche einesteils an den neu hinzukommenden Elementen des Holzes im Verlauf des Dickenwachstums, andrerseits an dem fertigen Holz bei zunehmendem Alter auftreten. Bei fortschreitendem Dickenwachstum werden z. B. die neu angelegten Tracheen und Tracheiden sukzessive weiter, bis sie eine gewisse fernerhin beibehaltene Maximalgröße erreicht haben. Auch die Richtung des Faserverlaufes kann sich ändern. Einmal durch die Seitenäste, deren Jahresringe sich an die der Mutterachse anschließen. Die ganze Ansatzstelle des Astes wächst so als ein mit dem spitzen Ende zum Mark reichender und nach der Peripherie breiter werdender Keil einheitlich mit dem Stammholz und unterbricht seine längsverlaufende Faserung durch schräge. Wird ein abgestorbener Ast überwallt oder

handelt es sich um überwallte schlafende Augen, die ihrerseits durch Dickenwachstum zu Kugeltrieben werden, so resultieren weitere Unregelmäßigkeiten der Maserung. Ferner zeigen die Elemente der jüngeren Jahresringe eine mehr oder weniger starke Abweichung von dem senkrechten Verlauf, der für diejenigen der ältesten die Regel ist. Das Holz bekommt dadurch eine schräge Struktur und diese Erscheinung kann auch (wie z. B. bei der Roßkastanie) äußerlich in dem Drehwuchs des Stammes zum Ausdruck kommen.

Bei vielen Bäumen hat das innere Holz ein anderes Aussehen als das äußere. Das innere Holz ist dunkler, fester, dichter und vollkommen abgestorben und wird als Kernholz bezeichnet; die äußeren Lagen sind lockerer, wasserreicher, heller und enthalten noch lebende Elemente. Sie heißen Splint. Das Kernholz hat gewöhnlich eine dunkle Farbe, weil die Zellumina und auch die Wandungen der Zellen von verschiedenen organischen Stoffen erfüllt sind. Es finden sich hier neben Gerbstoffen und Gummi häufig Farbstoffe, die das Kernholz charakteristisch färben, wie das besonders bei den Farbhölzern der Fall ist. So ist das Kernholz des Blauholzes (Haematoxylon campechianum) durch Haematoxylin blau, des Sappanholzes (Caesalpinia Sappan) durch Brasilin, ziegelrot, des Sandelholzes (Pterocarpus santalinus) durch Santalin dunkelrot, des Gelbholzes (Maclura aurantiaca) durch Morin gelb gefärbt. Auch das Ebenholz (Diospyros ebenum) das Holz der Bleistifte (Juniperus virginiana) u. a. sind gefärbte Kernhölzer. Gelegentlich können auch anorganische Stoffe im Kernholz abgelagert werden; bei Ulme und Buche ist es kohlensaurer Kalk, bei dem Teakholz (Tectona grandis) Kieselsäure. Das Kernholz ist nicht nur tot, sondern auch nicht mehr fähig Wasser zu leiten, aber selbst das Splintholz ist hierzu nicht mehr im ganzen Umfange befähigt. Viel-

mehr sind es nur die jüngsten Jahresringe des Splintes, die die Wasserleitung besorgen.

Bei manchen Hölzern ist ein Unterschied zwischen Splint- und Kernholz äußerlich nicht wahrnehmbar, wie z. B. bei dem Buchsbaum, der Zitterpappel, dem Ahorn, der Birke. Auch bei der Weide und der Kanadischen Pappel fehlt der Unterschied, trotzdem das zentrale Holz gänzlich tot ist, und da dieses der konservierenden Ablagerungen entbehrt, wird es leicht zersetzt, so daß die Stämme hohl werden. Einige Hölzer besitzen selbst in den ältesten Teilen noch lebende Elemente, sind also Splinthölzer im eigentlichen Sinne. Hierher gehört zum Beispiel die Buche.

Häufig findet man die Gefäße verstopft durch Wucherungen der angrenzenden lebenden Parenchymzellen. Sie wölben sich an den Tüpfeln blasenartig in den Hohlraum des Gefäßes und bilden hier, indem sie aufeinanderstoßen und sich aneinander legen, ein zelliges Gewebe. Solche in die Gefäße vorspringenden Wucherungen heißen Thyllen. Sie können ganz normal im alten Holz auftreten, aber auch durch äußere Eingriffe hervorgerufen werden.

k) Der Bau der sekundären Rinde.

Wie oben gesagt war, bezeichnet man den gesamten vom Kambium nach außen zu gelieferten Zuwachs als sekundäre Rinde. Ihre Masse ist erheblich geringer als die des sekundären Holzes. Die wesentlichsten Elemente sind Siebröhren mit ihren Geleitzellen, die jedoch den Gymnospermen fehlen. Sie besitzen nur eine beschränkte Lebensdauer; nachdem ihre Siebplatten bald mit Kallusplatten verschlossen werden, werden sie in der nächsten Vegetationsperiode entleert und zerdrückt. Daneben kommt kurzzelliges Parenchym vor, welches bei Gymnospermen in regelmäßigen Schichten mit den reihenweis angeordneten Siebröhren abwechselt. Es enthält

zuweilen grüne Chloroplasten, auch Stärke, Gerbstoffe, Kristalle. Die sklerenchymatische Gewebeart ist durch Bastfasern vertreten, die zu Strängen oder Bändern vereinigt sind. Diese Bänder können oft, wie in besonders ausgeprägter Weise bei der Linde (Fig. 74) in Schichten angelegt werden, indem sie regelmäßig mit den aus den übrigen Phloembestandteilen gebildeten Lagen abwechseln. Seltener kommen in der sekundären Rinde Sklereiden vor. Bast fehlt bei Abies, Fagus, Platanus, Viburnum; einzelne Pflanzen besitzen überhaupt keine mechanischen Gewebe in der Rinde, so Laurus, Nerium, Cornus, Ribes, Buxus u. a. Die Markstrahlen bestehen aus gleichartigen dünnwandigen Parenchymzellen. Bei der Linde sind die primären Markstrahlen der Rinde tubenartig verbreitert. Bei der Bildung der Borke werden schließlich auch die Gewebe der sekundären Rinde ergriffen, so daß bei den Bäumen, welche regelmäßig ihre Borke abwerfen, auch die jeweils ältesten Elemente der sekundären Rinde mit abgestoßen werden. Beim Weinstock (Vitis vinifera) wird durch Borkenbildung sogar fortdauernd die gesamte sekundäre Rinde der vorjährigen Vegetationsperiode entfernt, und muß alljährlich neu gebildet werden.

l) Dickenwachstum der Wurzel.

Die Wurzeln der Dikotylen und Gymnospermen vermögen ähnlich wie die Stämme in die Dicke zu wachsen, während den Wurzeln der Monokotylen und der Farne die Fähigkeit des Dickenwachstums abgeht.

In dem radialen Gefäßbündel, welches als zentraler Strang die Wurzel durchzieht, entstehen zunächst an der Innenseite der Phloemgruppen durch Teilungen im Grundgewebe kambiale Zonen. Diese dringen im Bogen gegen das Perizykel hin vor und vereinigen sich schließlich an der Außenseite der Xyleme miteinander. So entsteht

eine Röhre mit gewellter Wandung, in deren vorspringenden Falten die Xylemstränge und in deren einspringenden Falten die Phloemstränge liegen. Auf diese Weise sind Xylem und Phloem zum Kambium wieder in derselben Weise orientiert wie im Stamm: alles Phloem liegt außerhalb des Kambiums, alles Xylem innerhalb desselben; und es funktioniert auch ebenso wie im Stamm, indem es nach innen neue Holzelemente, nach außen neue Phloemelemente produziert. An der Stelle, wo die primären Xylemstrahlen an das Kambium grenzen, pflegt dieses nur Parenchym zu bilden, so daß hier sehr charakteristische weite, primäre Markstrahlen entspringen. Mit fortschreitender Tätigkeit gleichen sich die Falten des Kambiums allmählich aus, so daß es im Querschnitt einen vollkommenen Ring darstellt. Die Struktur einer älteren Wurzel ist von derjenigen des Stammes kaum noch zu unterscheiden; doch sind die Gefäße in der Wurzel weitlumiger, wodurch das Wurzelholz dem Frühholz ähnlich wird. Auch ist die Jahresringbildung in der Wurzel weniger deutlich als im Stamme. Daß die Epidermis der Wurzeln ziemlich früh verschwindet, wurde bereits erwähnt. Es verschwindet aber auch an älteren Wurzeln die primäre Rinde, da sie dem Dickenwachstum nicht zu folgen vermag. Sie wird ersetzt durch eine sekundäre Rinde, welche vom Perizykel gebildet wird. Die horizontal verlaufenden Seitenwurzeln sind häufig ganz exzentrisch gebaut, indem der Zuwachs an der Oberseite bedeutender als derjenige der Unterseite ist. Dementsprechend liegt im Querschnitt das Mark viel näher der Unterseite als der Oberseite, und die Jahresringe sind unten viel enger als oben. Ganz besonders auffallend ist diese Exzentrizität bei den Bretterwurzeln vieler tropischer Bäume (Ficusarten, Dipterocarpus, Canarium, Sterculia u. a.), deren horizontale Wurzeln als aufrechtstehende, lange, gewundene Planken aus dem Boden hervorragen und sich als vorspringende

Rippen mehr oder weniger hoch am Stamm in die Höhe ziehen.

Auch die Seitenäste der Bäume zeigen oft ein solches ungleichmäßiges Dickenwachstum. Beim Ahorn, der Buche, Erle u. a. sind die Zuwachszonen auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite (Epitrophie) während es z. B. bei den Koniferen umgekehrt ist (Hypotrophie).

m) Dickenwachstum monokotyler Stämme.

Monokotyle Stämme wachsen gewöhnlich nicht in die Dicke. Solche, welche einen ziemlich großen Durchmesser besitzen, wachsen mit einem mächtigen Sproßscheitel, so daß das an ihm gebildete Gewebe von vornherein eine beträchtliche Dicke erreicht. Gelegentlich kann aber auch diese, wie oben bereits erwähnt wurde, noch dadurch etwas vergrößert werden, daß die Grundgewebszellen noch eines gewissen Wachstums fähig sind. Eine kleine Anzahl von Monokotylen zeigt aber reguläres Dickenwachstum, das von einem Kambium geleistet wird. Es sind gleichzeitig solche Monokotylen, welche ein verzweigtes Sproßsystem besitzen, nämlich Dracaena, Yucca, Aloë u. a.

Außerhalb des Gefäßbündelkomplexes, der hier wie bei den anderen Monokotylen aus regellos zerstreuten Bündeln besteht, wird im Grundgewebe ein im Querschnitt ringförmiges Kambium angelegt, und zwar bei Aloë und Yucca schon dicht unterhalb des Vegetationspunktes, bei den Dracaenen jedoch erst in einiger Entfernung davon im fertigen Gewebe. Die Zellen einer zylindrischen Zone teilen sich hier vorwiegend tangential, so daß radiale Reihen von im Querschnitt tafelförmigen Zellen entstehen, welche aber nicht die Zuschärfung der dikotylen Kambiumzellen zeigen, auch weniger langgestreckt sind wie diese. Dies Kambium bildet hauptsächlich nach innen neue Elemente, und zwar einmal neue,

das Grundgewebe vermehrende, parenchymatische Zellen, welche später verholzen als das übrige Grundgewebe, und dann neue isolierte Gefäßbündel. Es entstehen dann in gewissen Abständen von einander kleinzellige Zellgruppen im Kambium, die sich weiterhin zu fertigen Gefäßbündeln entwickeln. Der Stamm wächst also dadurch, daß in der Zuwachszone fortwährend neue Gefäßbündel in toto samt dem sie verbindenden Grundgewebe dem vorhandenen Gewebe hinzugefügt werden. Der Zuwachs nach außen ist spärlicher und beschränkt sich auf dünnwandige Parenchymzellen, die in ihrer Gesamtheit eine sekundäre Rinde darstellen.

n) Ungewöhnliches Dickenwachstum.

Bei sehr vielen Lianen geht die Entwicklung der Stämme in einer ungewöhnlichen Weise vor sich. Meist handelt es sich um die Tendenz, den soliden Holzkörper in einzelne Stränge aufzulösen, damit der Stamm eine größere Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit bekommt. So wird bei Anisostichus capreolata der Holzkörper durch nachträgliches Wachstum des Marks und ganzer Holzparenchymplatten auseinander gesprengt. Bei Bauhinia wachsen die zerklüfteten Teile mit eigenen Kambien in die Dicke. Bei windenden Sapindazeen, wie z. B. Serjania entwickeln sich im Anschluß an die zerstreut stehenden Bündel isolierte Kambiumringe, welche unabhängig von einander, aber in typischer Weise arbeiten. Der Stamm besteht auf diese Weise von vornherein aus verschiedenen Holzkörpern, einem Kabel vergleichbar. Bei Bignoniazeen erzeugt an bestimmten Stellen das Kambium wenig Holz nach innen, dafür aber viel sekundäre Rinde nach außen, so daß hier tiefe von Parenchym erfüllte Rinnen im Holzkörper entstehen. Schließlich kommt es vor, daß der ursprüngliche Verdickungsring nach einiger Zeit sein Wachstum einstellt und nun sich außerhalb in der primären oder sekun-

dären Rinde ein neuer Ring oder neue Kambiumabschnitte anlegen, die ihrerseits nach einer gewissen Periode der Tätigkeit in den Dauerzustand übergehen und durch neue in gleicher Weise entstehende abgelöst werden. So wachsen Mucuna, Gnetazeen u. a. In derselben Weise geht das Dickenwachstum der Runkelrübe (Beta vulgaris) vor sich, indem auch hier mehrere nacheinander als konzentrische Ringe entstehende Kambien in Tätigkeit treten und konzentrische Holzrindenringe bilden. Bei anderen fleischigen Wurzeln, wie z. B. beim Rettich (Raphanus sativus), wird ungewöhnlich viel Holzparenchym entwickelt, in welchem dünne aus mehreren Gefäßen und Sklerenchymfasern bestehende Stränge in Form konzentrischer Ringe verteilt sind.

o) Überwallungen.

Eigenartige Wachstumsvorgänge treten ein, wenn holzige Pflanzen verwundet werden. Wird z. B. ein Zweigstück als Steckling in Erde gesteckt, so entsteht an der unteren Schnittfläche*) ein sogenannter Kallus, indem alle lebenden an die Wunde grenzenden Zellen zu wachsen beginnen und durch weitere Teilungen eine blumenkohlartige mehr oder weniger umfangreiche Wucherung hervorrufen. Wird an einem Stamm ein Stück der Rinde bis aufs Holz entfernt, so wachsen ebenfalls derartige kallöse Wucherungen aus den Schnittflächen der Rinde hervor. In ihnen legt sich im Anschluß an das Kambium des Stammes ein neues Kambium an, welches Wundholz bildet. Indem so die Wülste aufeinander zuwachsen, überwallen sie schließlich ganz die bloßgelegte Partie des Holzes. Die zusammenstoßenden Kambien vereinigen sich dann wieder und setzen über der Wundfläche die weitere Produktion fort, so daß schließlich von ihr nichts mehr zu be-

*) Wird das obere Ende feucht gehalten, so entsteht auch hier ein Kallus, der aber kleiner bleibt.

merken ist. In ähnlicher Weise können auch die Stümpfe abgebrochener Seitenzweige beim Dickenwachstum des Stammes überwallt und in das Innere eingeschlossen werden.

p) Peridermbildung.

Dem fortdauernden Anwachsen des Stammdurchmessers vermag die Epidermis, welche ihn in seinem primären Zustande bekleidete, nur ganz ausnahmsweise zu folgen. Eine solche Ausnahme macht z. B. die Mistel (Viscum album), bei der selbst mehrjährige Äste noch mit ihrer ursprünglichen Epidermis bekleidet sind. Im allgemeinen verschwindet jedoch die Epidermis und wird durch ein Korkgewebe ersetzt. Das ist auch deshalb nötig, weil die Epidermis für Teile von längerer Dauer nur einen ungenügenden Schutz bedeuten würde. Immerhin bleibt sie an Blättern, welche oft ziemlich lange Lebensdauer haben, stets erhalten. Stammorgane jedoch, sowie Wurzeln werden mit einem Korküberzuge versehen. Dieser bildet sich auch bei Wunden, sowohl bei solchen, welche durch äußere Eingriffe entstehen, als auch bei physiologischen Wunden, wie sie bei der Abtrennung von Blättern, seltener Zweigen auftreten. Das Korkgewebe verdankt seine Entstehung einem besonderen Folgemeristem, dem Phellogen oder Korkkambium. Dies bildet sich an den Jahrestrieben der Sprosse und Zweige

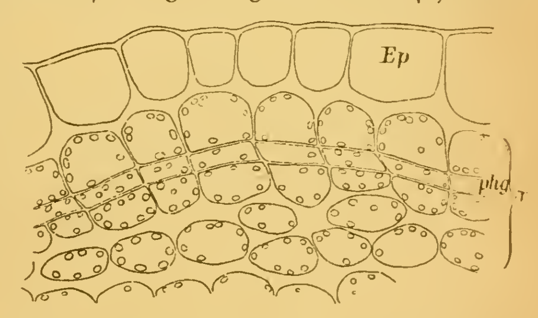


Fig. 77. Querschnitt durch einen jungen Holunderzweig (Sambucus nigra). Fp Epidermis; phg Phellogen; r Rinde.

bereits im Juni und Juli, und zwar naturgemäß an der Peripherie. Im einzelnen ist der Ort der Anlage verschieden. Bei den Pomazeen und bei der Weide (Salix), dem Oleander (Nerium Oleander) nimmt es seinen Ursprung in der Epidermis selber, indem diese tangentiale Teilungen eingeht. Im allgemeinen ist die unter der Epidermis gelegene Zellage diejenige, deren Zellen zu Mutterzellen des Phellogens werden (Fig. 77). Das ist bei den meisten Sträuchern und Bäumen der Fall. Schließlich kann das Korkkambium auch in noch größerer Tiefe entstehen, in tieferen Lagen des Rindenparenchyms, wie z. B. bei Ribes (Fig. 78) oder gar im Perizykel, wie bei den Wurzeln der Dikotylen und Gymnospermen. In den letzten Fällen werden gewöhnlich durch den gebildeten Kork größere periphere Gewebsmassen des organischen Zusammenhanges mit dem übrigen Gewebe beraubt und müssen zugrunde gehen. Alle dergestalt abgeschnittenen und vertrocknenden Gewebe stellen zusammen mit dem gebildeten Kork das dar, was man als Borke bezeichnet.

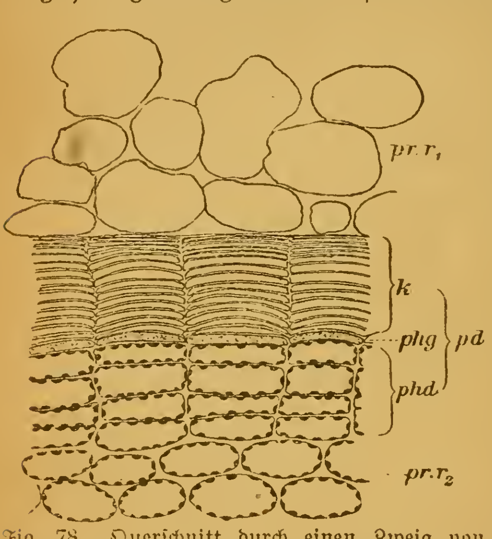


Fig. 78. Querschnitt durch einen Zweig von Ribes rubrum. pr.r₁ der abgestorbene Teil der primären Rinde; pr.r₂ der innere überlebende Teil; k Kork; phg Phellogen; phd Phelloderm; pd. Periderm.

Das Phellogen kann entweder kontinuierlich fortfahren, zu arbeiten, oder es stellt nach einer gewissen Zeit seine Tätig-

keit ein und geht selbst in den Dauerzustand über. So hört bei Früchten, wie dem Apfel, die Korkbildung nach Herstellung der dünnen Schale definitiv auf. Bei vielen Bäumen kann jedoch nach dem Tod des primären Korkkambiums ein sekundäres weiter in der Tiefe auftreten, und wenn dieses nach einiger Zeit zu funktionieren aufgehört hat, wieder ein neues darunter angelegt werden usf. Auf diese Weise werden immer mehr Stücke abgeschnitten, anfänglich von der primären Rinde, dann von der sekundären mit ihren Phloemelementen, so daß die so entstehende Borke aus abwechselnden Lagen von Kork und vertrockneten, zerdrückten oder verholzten anderen Geweben zusammengesetzt ist. Das ist bei der Eiche z. B. der Fall, auch bei der Korkeiche (Quercus suber) deren mächtige Borke solche Schichtungen deutlich erkennen läßt. An der Oberfläche reißen solche Borken durch Längsrisse auf. Bei anderen Bäumen wird die Borke regelmäßig abgeworfen. Wenn die sukzessiven Phellogene konzentrische Mäntel bilden springen die älteren Schichten nacheinander auf und rollen sich in Streifen zurück, wie das z. B. beim Kirschbaum der Fall ist, oder sie lösen sich in langen Strähnen los, wie bei der Weinrebe, bei der, wie oben bemerkt, der gesamte sekundäre Rindenzuwachs des Jahres regelmäßig abgestoßen wird. Diese Art Borke wird Ringelborke genannt. Oder aber es bilden die neu auftretenden Phellogenzonen keine geschlossenen Mäntel, sondern flache, muldenförmige Platten, die, sich an die alten Kambien ansetzend, immer neue scheibenförmige Stücke aus der alten Borke herausschneiden. Diese Scheiben lösen sich dann ab. So kommt die Schuppenborke der Platane zustande.

Häufig ist auch eine Periodizität in der Korkbildung zu beobachten, ähnlich der Jahresringproduktion der Stämme. So bei der Birke (Fig. 79), deren Korkschicht aus papierdünnen Lagen besteht. Hier bleibt das ursprüngliche Phellogen er-

halten, es bildet jedoch am Schlusse der Vegetationsperiode dickwandigere, braune, flachgedrückte Zellen, welche eine scharfe Grenze gegen die dünnwandigeren und weitlumigeren Korkzellen bilden, mit deren Erzeugung das Phellogen im nächsten Jahr seine Tätigkeit wieder aufnimmt. Diese Lage unterscheidet sich auch durch die Färbung und durch den Inhalt der sie zusammensetzenden Zellen. Sie sieht weiß aus,

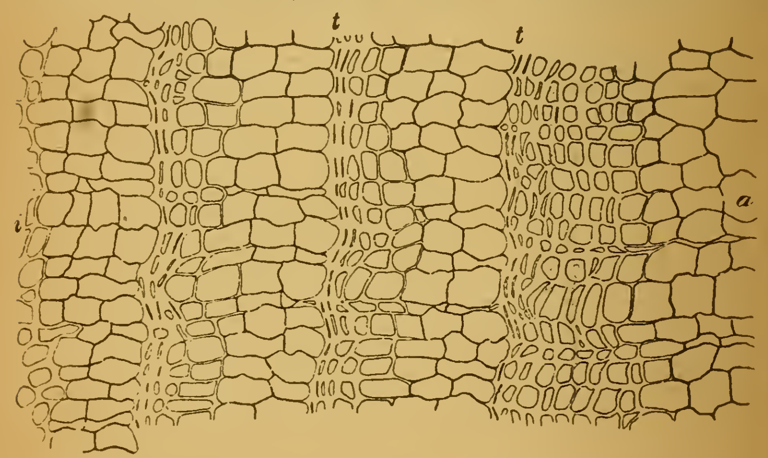


Fig. 79. Querschnitt durch den Birkenkork. i innen, a außen, t Trennungslinien.

weil sich in den Zellen zwischen den feinen Körnchen des Birkenharzes (des Betulins) Luft befindet. Jede der an der Peripherie sich ablösenden Lamellen dieses Blätterkorkes ist somit außen weiß- und innen braungefärbt. Beim Flaschenkork zeigt sich ebenfalls eine Schichtung, die den jährlichen Zuwachszonen entspricht; weitlumige Zellagen gehen allmählich in englumige über und werden wieder von weitlumigen abgelöst usf.

Wie erwähnt, entsteht das Korkkambium dadurch, daß in der Epidermis oder in anderen parenchymatischen Geweben

tafelförmige embryonale Zellen durch perikline Teilung der betreffenden Mutterzellen herausgeschnitten werden. Diese produzieren nun nach zwei Seiten neuen Zuwachs (Fig. 78). Nach innen zu werden häufig (nicht immer) neue Rindenelemente gebildet, welche denselben Charakter wie die der primären Rinde tragen, also chlorophyllhaltig und relativ zartwandig sind und sich von jenen nur durch die auf ihre Entstehungsweise zurückzuführende, radialreihige Anordnung unterscheiden. Dieser Zuwachs wird Korkrinde oder Phelloderm genannt. Nach außen werden stets Korkzellen gebildet, die ebenfalls in deutlichen radialen Reihen stehen. Sie sind tafelförmig und mit dem Alter immer mehr zusammengedrückt, schließen ohne Interzellularen fest aneinander und verlieren bald ihren lebendigen Inhalt. Sie sind dann entweder mit Luft oder mit Gerbstoffen, Harzen usw. angefüllt. Ihren eigentümlichen Charakter erhalten sie durch die Veränderung, welche ihre Membran erleidet. Auf die verholzte oder aus Zellulose bestehende Mittellamelle wird eine Schicht aufgelagert, die Suberinlamelle, welche aus den typischen Korksubstanzen besteht (oder nach anderer Ansicht Zellulose ist, welche mit diesen Substanzen imprägniert ist). Diese sind Glyzerinester der Korksäuren, stellen also fettartige Körper dar. Die dem Zellumen nächste (also jüngste) Schicht der Korkzellen besteht wieder aus Zellulose, kann aber auch ganz fehlen. Die Wände sind gewöhnlich ziemlich dünn.

Die Imprägnation mit Suberinsubstanzen bedingt die wichtigen physikalischen Eigenschaften des Korkes. Er ist im hohen Maße, wenn auch nicht absolut, undurchlässig für Wasser, schützt also die darunterliegenden Gewebe vor Vertrocknung in ähnlich wirkungsvoller Weise wie die dickwandige kutinisierte und mit Cuticula bekleidete Epidermis. Wie Wasserdampf permeïeren auch Gase nur sehr schwer den Kork. Ferner leitet er die Wärme schwer, bewahrt also die Pflanze

vor starken Temperaturschwankungen. Schließlich verleiht er auch durch seinen Gehalt an Gerbstoffen einen gewissen Schutz gegen parasitische Pilze und die Angriffe von Tieren.

Das gesamte durch die Tätigkeit des Phellogens gebildete sekundäre Gewebe wird als Periderm bezeichnet. In seltenen Fällen findet sich Kork an Blattorganen. Die Knospenschuppen haben gelegentlich unter der Epidermis eine Korklage. Bei ledrigen Blättern gibt es umschriebene Stellen, an denen Korkwucherungen, sogenannte Korkwarzen, hervortreten.

Auch nach Verwundungen kann an den verschiedensten Organen Kork gebildet werden, indem in einiger Entfernung von der Wundfläche Teilungen im Grundgewebe auftreten, die zur Anlage eines Korkkambiums führen. Dies produziert dann eine Korklage, die den Abschluß der Wunde bewirkt. Die dergestalt entstehenden Schutzgewebe werden mit dem Ausdruck Wundperiderm oder Wundkork bezeichnet. Auch die Wunden, welche durch das Abwerfen der Laubblätter entstehen, werden durch Kork abgeschlossen. Am Blattgrund entwickelt sich in einiger Entfernung an der das Abfallen vermittelnden Trennungsschicht nach innen zu eine Lage Kork, welche schon fertig ist, wenn das Blatt abfällt.

Da mit dem Zugrundegehen der Epidermis bei der Peridermbildung auch die Durchlüftungsorgane derselben, die Spaltöffnungen, verschwinden, müssen sie im Periderm durch andre, demselben Zwecke dienende Organe ersetzt werden. Das sind die Lentizellen (Fig. 72b). Sie werden bereits, bevor die Peridermbildung begonnen hat, angelegt, indem unter den Spaltöffnungen ein schalenförmiges Kambium auftritt, welches sogenannte Füllzellen produziert. Diese sind zunächst noch eng miteinander vereinigt, runden sich aber später ab, isolieren sich von einander, verkorken, und der ganze Zellhaufe bricht als Warze durch die Epidermis. Inzwischen ist

auch die Peridermbildung allgemein eingetreten, so daß sich die Bildungsschicht der Lentizelle ringsum an das Phellogen anschließen kann. Durch das Lückensystem der lockeren Füllzellen der Lentizellen geht dann der Gasaustausch vor sich. Die Lentizellen sind nur an jüngeren Stämmen resp. Ästen vorhanden, an älteren sieht man keine mehr, da durch die Borkenbildung die peripheren Schichten entfernt werden. Nur an solchen Stämmen, welche ihren gesamten Kork lange behalten, sind auch die Lentizellen noch lange sichtbar, wie z. B. an der Birke, bei der selbst an älteren Stämmen die durch das Dickenwachstum zu queren Streifen ausgezogenen Lentizellen noch deutlich sind.

Eine Art Periderm stellt auch das sogenannte Aerenchym dar, wie es an den Atemwurzeln auftritt. Solche Atemwurzeln besitzen in besonders ausgeprägter Weise verschiedene der zur Mangrove gehörigen Pflanzen. Das sind Pflanzen, welche in den Tropen die Flutzone des Meeres bewohnen. Sie finden sich aber auch bei anderen an sumpfigen Standorten gedeihenden Gewächsen, wie z. B. bei Jussieua. Die Atemwurzeln steigen aus dem Schlamm an die Oberfläche des Wassers und entwickeln hier in der Rinde ein aus gitterartig angeordneten Zellen bestehendes, sehr luftreiches, weißlich erscheinendes Gewebe, welches nach dem Schwund der Epidermis und der subepidermalen Schicht frei an die Oberfläche tritt. Auch das Schwimmgewebe, welches bei den auf dem Wasser entlangkriechenden Sprossen von Neptunia an der Unterseite auftritt, ist eine Art Peridermbildung, welche in der Rinde vor sich geht und die Epidermis absprengt.

Register.

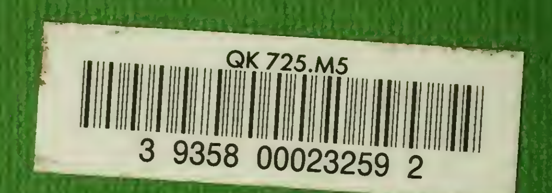




Miehe, Hugo.
Zellenlehre und anatomie der pflanzen, von dr. H. Miehe. Mit 79 abbildungen. Leipzig, G. J. Göshen, 1911.
142 p. illus. 16 cm. (Sammlung Göschen. [556])







QK 725.M5
3 9358 00023259 2